ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

(Volume XXVIII.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME XIII.

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG.

DIRIGÉES PAR

J. C. KONINGSBERGER
Directeur du Jardin

ET

CH. BERNARD
Docteur ès Sciences.

(Volume XXVIII).
DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME XIII.



LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1914

IMPRIMERIE ci-devant E. J. BRILL — LEIDE.

TABLE DES MATIÈRES.

LES SECTIONS ANNULAIRES DE L'ÉCORCE ET LE SUC DESCENDANT.

PAR

J. M. JANSE.

Introduction.

Dans sa Physiologie végétale [1]) Aug. Pyr. de Candolle commence le chapitre VI (p. 146) en disant que le suc aqueux, arrivé dans les feuilles, y subit des changements desquels „résulte la formation d'un suc nouveau, dont l'existence est moins évidente que celle du suc ascendant, mais qu'on ne peut mettre en doute".

Comme preuves de l'existence de ce suc nouveau, „qui descend le long de l'écorce", sont citées les expériences de Duhamel de Monceau, de Knight, etc. si connues p. e. sous le nom de sections annulaires de l'écorce; cependant elles avaient été exécutées longtemps avant eux par Malpighi [2]), qui résuma dans le même sens ainsi les résultats déjà obtenus: „ex his probabilius conjeci nutritii succus motum a superioribus etiam ad inferiori promoveri".

Ces expériences, ayant été répétées si souvent après et toujours avec les mêmes résultats très nets et très uniformes, auraient dû, à ce qu'on croirait, mettre l'existence de ce suc

---

1) Paris, 1833.

2) Opera omnia, Botanico-Medico-Anatomica; Lugd. Bat., 1687, Pars I, p. 159.

descendant tout à fait hors de doute; mais le contraire est arrivé: le suc descendant est tombé dans un oubli presque complet, tel que dans les publications scientifiques on n'en fait même plus allusion du tout, ou bien très rarement et alors seulement d'une manière qu'on dirait prèsque timide.

Si l'explication des phénomènes cités par un suc descendant avait été remplacée par une autre et meilleure, il n'y aurait rien à redire, mais il faut convenir qu'au contraire aucune autre explication n'a été donnée et qu'on n'a même jamais tenté d'en donner une.

La cause en est sans doute que la question est bien plus compliquée qu'on ne l'avait pensé d'abord et que, lors du grand combat qui s'est livré sur ce point vers 1860, surtout en Allemagne, les progrès de la physiologie végétale étaient bien en état d'amener la défaite du „suc descendant", mais qu'ils étaient incapables de le remplacer par une théorie meilleure.

C'étaient surtout et en premier lieu les études de SACHS sur la nutrition des plantes et sur le transport des substances alimentaires pendant leurs divers stades de développement, qui ont décidé le sort de la théorie en question [1]). Ces belles recherches ne convainquirent cependant pas tous les physiologistes de ce temps, ni même des autorités comme VON MOHL et HANSTEIN. Ceux-ci ne se sont jamais donnés pour vaincus, parcequ'ils refusaient d'admettre que l'explication des expériences antérieures avaient été refutées par les études de SACHS, desquelles ils reconnaissaient cependant l'exactitude complète. Mais, hors d'état d'alléguer des faits nouveaux pour défendre l'hypothèse ancienne, ils ont fini par cesser le combat, quoique seulement par manque d'armes. Après on rencontre bien dans la littérature, surtout dans les premiers temps, des expressions plus ou moins déterminées, témoignant qu'on n'avait pas encore oublié entièrement les idées anciennes, mais à la longue on cessa d'en

---

1) Dans son »Geschichte der Botanik" 1870, p. 496 et suivantes, SACHS a donné une révision excellente de la question jusqu'à l'an 1860, mais on ne doit pas oublier qu'il était un peu trop intéressé dans la lutte dernière et décisive, pour pouvoir être entièrement impartial.

parler. Depuis ce moment la théorie de la „sève descendante" ne parût avoir qu'une valeur historique.

Cette idée cependant n'a pas pu me contenter et j'étais persuadé qu'il devait y avoir néanmoins quelque chose de vrai dans cette théorie; c'est pourquoi je me proposai d'en entamer une étude spéciale, dès que j'en aurais l'occasion.

Il va sans dire que je ne pensais pas rétablir cette théorie dans sa position antérieure; ceci aurait été impossible par les études de SACHS qui avaient démontré surtout qu'il y avait deux substances transportées dans la plante: le sucre et les matières albumineuses et qu'elles se meuvent vers en haut ou vers en bas, selon que les circonstances l'exigent. Mais d'autre part ces résultats n'expliquent aucunement p. e. les phénomènes que l'écorce fait voir après des lésions. C'est ce qui m'a amené à poser la question: Existe-t-il dans la plante quelque action ou force qui a la tendance de pousser les substances toujours et invariablement dans une direction donnée, ordinairement descendante?

Il y avait déjà assez longtemps que je m'étais occupé de cette question; ce n'est qu'en 1898 et en 1899 que mes autres études au Jardin Botanique de Buitenzorg m'ont permi de commencer mes expériences, quoique les autres occupations qui m'attendaient après mon retour définitif en Europe, en 1899, m'ont permi seulement maintenant d'étudier les branches qui avaient servi à ces études.

Le but de ce travail-ci est surtout la description et la discussion de ces expériences. Je me propose de revenir plus tard et ailleurs sur la tendance plus étendue des résultats que donnera cette étude.

Quand DE CANDOLLE, dans la phrase citée, disait que l'existence du suc nouveau, descendant, était moins évidente que celle du suc ascendant, que plus tard SACHS allégait ses raisons pour ne pas admettre la force conclusive des expériences faites avec les lésions corticales diverses et que ses adversaires avaient si peu de succès avec leur défense de la théorie antique, la cause en

était, à ce qu'il me paraît, la suivante. Dans ces expériences on s'était toujours borné à des observations plutôt superficielles, de sorte qu'elles ne pouvaient à la longue lutter avec succès contre les études minutieuses et continues que SACHS publiait entre 1855 et 1870. Ceci, non moins que la position dominante qu'occupait ce savant en ces temps parmi les physiologues, a mis un terme au combat.

Pour le reprendre de nouveau, et avec quelque espoir de succès, le „suc descendant" aurait besoin d'études beaucoup plus minutieuses, qui devraient être cependant entièrement combinables avec les résultats que SACHS avait obtenus, parceque ceux-ci sont, pour la grande majorité, encore maintenant absolument hors de doute.

Avant de commencer la description de mes expériences, il me faut d'abord parler de quelques questions préalables.

Quand on veut se rendre compte si les substances transportables obéissent entre autres à une force qui fait „descendre" les matières, action que nous appellerons ici préalablement la „force spéciale", il faut d'abord chercher quelles sont toutes les autres forces qui aident à distribuer ces substances; c'est donc de ce point que nous devons nous occuper en premier lieu.

Si dans les arbres les matières nutritives descendent (et nous ne parlerons ici que d'arbres et presque exclusivement de substances nourricières), du moins en partie, vers les racines, elles passent par l'écorce. SACHS croyait avoir démontré que le sucre prend son chemin dans le parenchyme, tandis que les substances albumineuses étaient transportées dans le liber secondaire. CZAPEK [1]) s'est efforcé plus tard de démontrer que les deux substances prennent ensemble leur chemin dans le liber; la dernière supposition me paraît le plus probable des deux de sorte que nous l'adopterons ici.

Quand on veut analyser les causes du mouvement des sub-

---

1) Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper; Sitz. ber. der kön. Ak. der Wiss., Wien, Math.-Naturw. Cl., Bd. CVI, Abth. I, März 1897.

stances, dépendant de l'action de plusieurs forces, il est nécessaire de disposer d'un grand nombre de cas différents, afin d'obtenir beaucoup de combinaisons varieés entre ces forces, qui permettront d'étudier le rôle que chacune d'elle y joue. Dans ce but j'ai changé dans mes expériences autant que possible le nombre, la position et la grandeur des lésions pratiquées dans l'écorce. Le courant étant déterminé à chaque point par l'action commune de ces forces, les endroits divers d'une même branche d'expérience pourraient offrir des problèmes différents à résoudre.

Il s'agissait donc d'abord de se rendre compte, aussi nettement que possible, de la direction que le courant a pris et d'en faire l'analyse après. Le premier me parût tellement difficile en étudiant les phénomènes dans l'écorce vivante, que je n'ai même pas fait effort pour résoudre le problème de cette manière-là. Il fallait donc en chercher un autre, applicable aux branches d'expérience mortes; une telle manière offrirait en même temps l'avantage de pouvoir faire ces études à son aise et la faculté de comparer les branches diverses entre elles à tout temps.

Ce moyen, je crois l'avoir trouvé dans la direction que prennent les éléments allongés du bois (fibres, vaisseaux, etc.) sous l'influence du courant. Je me suis même servi de ce moyen à un degré tel, que l'idée: que la direction du courant de substances nutritives, qui passe à un moment donné par le liber secondaire, est indiquée en chaque endroit par la direction d'allongement des éléments ligneux qui se trouvent à ce moment à la surface du bois, est la thèse fondamentale de ce travail.

Ainsi m'aurait il fallu commencer par prouver cette thèse ce qui aurait été, paraît-il, d'autant plus nécessaire, puisqu'il y a partout entre les cellules du bois et celles du liber le cambium, à cellules beaucoup moins allongées. L'allongement s'effectuerait donc séparément dans l'écorce et dans le bois et par cela, à ce qu'on pourrait croire, indépendamment l'un de l'autre (voir cependant les conclusions, Ch. V). J'aurais donc dû démontrer

au début que la direction que prennent les éléments du bois copient celles des éléments du liber secondaire.

Ceci je ne l'ai pas fait non plus et la raison en est que j'ai commencé mes études avec les expériences citées, desquelles les résultats étaient tellement éloquents sur ce point, que je résolus de laisser cette étude provisoirement de côté. Je voulus me borner ici exclusivement aux études physiologiques, à des faits démontrables à l'oeil nu ou à faible grossissement, sans m'étendre sur des détails anatomiques, qui pourront être étudiés plus tard aux mêmes branches.

Dans le but de satisfaire cependant, du moins pour le moment, aux exigences, assez raisonnables d'ailleurs, de fournir à notre thèse un appui d'origine anatomique, je veux montrer par quelques figures qu'il y a vraiment une très grande analogie, à chaque moment de leur développement, entre la direction des éléments du bois et de celles de l'ecorce.

La figure 1, Pl. V, montre une des branches employées (n°. 8), dénudée de l'écorce, vue des quatre côtés; on voit distinctement comment les trois incisions, faites dans l'écorce, ont fait changer le cours des fibres dans le bois formé après la lésion; ce changement s'est effectué d'une manière spéciale, quoique peu à peu.

Pour démontrer ce changement graduel j'ai fait d'un petit morceau du bois nouveau, de 6 millimètres de long sur 4 de large, provenant d'une autre branche (n°. 17; fig. 3, Pl. VI) tout à fait sembable et d'un endroit analogue à celui situé au milieu entre les blessures I et II de la figure 1 (2), Pl. V (c'est la partie *a* de la figure 4, Pl. VI) une serie d'environ 100 coupes, d'une épaisseur de $\frac{1}{40}$ de millimètre. La couche de bois formée en cet endroit, avait une épaisseur de 2 millimètres et demi, de sorte que la 100e coupe environ touchait au bois normal. Les figures 6, Pl. II, représentent cinq de ces coupes; quatre en sont entières, mais celle du milieu ne montre que la partie superieure. Afin de mieux les comparer avec la figure correspondante de l'écorce, fig. 5, les coupes ont été photographiées vues de l'intérieur; j'y ai ajouté le numéro de chaque coupe

dans la série, numérotées en commençant avec le numéro 1 à l'extérieur. Dans les figures les lignes claires sont les vaisseaux, entre eux il y a les fibres et les rayons médullaires.

La première de ces figures, n°. 37, montre le dessin visible sur toute une série de coupes, du n°. 1 jusqu'au n°. 45 environ; on voit que les lignes prédominantes font avec la verticale un angle de 46 à 49 degrés. Dans les coupes suivantes cet angle diminue un peu, mais même dans le n°. 75 il mesurait encore 41 à 43 degrés. Ce n'est qu'après que le dessin va changer, et alors assez vite: la coupe n°. 80 fait déjà voir une inclinaison de 35 degrés, accompagnée d'une ondulation assez forte des vaisseaux (elle avait déjà commencé dans la coupe n°. 60) amenée par la largeur croissante des rayons médullaires. Dans la coupe n°. 88 l'inclinaison est de 30 degrés environ, et dans le n°. 90 de 20 degrés seulement. En même temps l'ondulation augmente tellement que les vaisseaux paraissent souvent rebrousser chemin et faire des crochets, qu'il faut considérer cependant comme une combinaison de vaisseaux obliques et de vaisseaux longitudinaux. Dans la coupe n°. 90 les derniers commencent à dominer dans le dessin et enfin le n°. 96, à peu près le dernier, fait voir surtout des vaisseaux longitudinaux, quoiqu'il y ait encore de ci et de là des communications obliques. Dans les coupes dernières, à partir du numéro 90, le dessin est ainsi devenu celui d'un réseau irrégulier, qui change d'aspect peu à peu par la prédominance de plus en plus forte des lignes longitudinales, comme par la diminution en largeur des rayons médullaires. De cette manière le dessin rentre peu à peu dans le type du bois normal.

Pour démontrer qu'un changement tout à fait analogue a eu lieu dans l'écorce, il fallait suivre une autre méthode, parceque l'accroissement en épaisseur du liber secondaire est beaucoup moindre que celui de bois. Ne pouvant ainsi faire de l'écorce, d'ailleurs concave à sa face interne, toute une série de coupes, j'ai enlevé à l'aide d'un scalpel, de l'intérieur de l'écorce des lames fines, mais d'épaisseurs inégales, de sorte que les structures différentes devinrent visibles successivement selon la profondeur de la

coupe (fig. 5, Pl. II). Les dessins, dans l'ordre successif, sont indiqués par les numéros 1 à 5; le numéro 1 dénote la surface actuelle de l'écorce, le numéro 5 en montre la structure la plus profonde, presque normale. Le n°. 1 correspond exactement avec la coupe 37 de la figure 6, comme le n°. 5 montre, tant soit peu, un même dessin que la coupe n°. 96. On y voit en outre des stades transitoires, comme celles des coupes 80, 88 et 90, mais les transitions inévitables dans la figure 5 rendent très difficile l'indication exact des dessins correspondants, de sorte que les numeros 2, 3 et 4 n'indiquent qu'une structure tant soit peu analogue à celle des autres coupes de la figure 6.

Mon but sera donc de démontrer que si l'on prend dans les cas différents la direction des éléments ligneux, visible à la surface actuelle du bois, comme indiquant le chemin que prenait le courant dans le liber secondaire au moment où la branche fut coupée, nous allons arriver à une explication très suffisante de toutes les observations à faire sur ces branches, ce qui, d'autre part ne contribuera pas peu à fortifier notre thèse.

Il nous faudra donc penser toujours à l'ecorce quoiqu'en ne parlant que de la surface du bois. Pour faciliter l'exposition des faits il est donc recommandable de nous servir d'une manière d'expression raccourcie; ainsi nous parlerons simplement d'un courant „qui passe sur le bois", au lieu „d'un courant qui traverse le liber dans la direction des éléments visibles sur la surface du bois", etc. Il est d'autant plus nécessaire de se souvenir que ceci ne sera qu'une expression simplifiée, puisque nous allons parler p. e. souvent d'un courant „qui descend sur le bois", tandis qu'il est bien évident qu'il n'a passé par ce tissu jamais autre courant que le courant ascendant ordinaire d'eau. Cependant, n'étudiant ici que les courants dans le liber secondaire et ne parlant que des éléments du bois, je suis convaincu qu'il n'en pourra naître aucune équivoque.

Le point de départ de mes recherches est ainsi le parcours des éléments sur la surface du bois et la grande majorité des figures qui accompagnent ce travail sont des réproductions,

sans aucune retouche, de photographies prises des branches dénudées. Pour bien mettre en évidence la structure de la surface, les branches, après qu'on leur eût enlevé soigneusement l'écorce, furent plongées pendant une minute dans l'acide sulfurique concentré, ce qui amena la décomposition de toutes les membranes cellulosiques adhérentes; après, celles-ci le se laissèrent facilement enlever par moyen d'une brosse fine en les lavant dans l'eau; ensuite les branches furent sèchées.

Comme plante je choisis, un peu au hasard, l'*Acalypha* (fam. Euphorbiacées), arbrisseau d'une hauteur de 3 à 4 mètres environ, cultivé souvent comme plante d'ornement dans les jardins aux Indes Néerlandaises, dont j'avais à ma disposition, dans le Jardin Botanique de Buitenzorg, plusieurs exemplaires assez forts. L'issue des expériences montrait que mon choix n'avait pas été mauvais; une seule fois j'employai aussi une branche de *Sanchesia* (fam. Acanthacées) qui me livra aussi un bon résultat, quoiqu'il ne crû pas si vigoureusement que l'autre.

Le but de mes expériences étant d'entraver autant que possible et de manières très différentes le courant qui traverse le liber secondaire, j'enlevai un ou plusieurs morceaux de l'écorce jusqu'au niveau du cambium, sans cependant jamais rompre entièrement la continuité de l'écorce entre le sommet et la base de la branche, afin de laisser toujours un chemin libre pour le passage des substances. Ce n'est qu'une fois, et alors seulement à titre de comparaison, que j'employai la décortication annulaire totale. Après avoir enlevé les restes du cambium, la plaie restait exposée à l'air; son humidité (environ 80 a 95°/₀) favorisait beaucoup le développement du callus. Quand après un certain temps ce tissu allait un peu recouvrir la plaie, il fut recoupé parfois dans les angles de la blessure, mais jamais plus d'une seule fois par branche; de cette opération, il reste encore des traces visibles, par exemple dans la figure 1 (2), Pl. VI, à la blessure supérieure.

Dans la suite nous aurons à parler des „forces" comme causes du déplacement des substances et qui déterminent par leur coopération le chemin que le courant va prendre. Il va

sans dire que ces forces n'ont pas ici la même signification que dans les problemes mécaniques et qu'elles ne sont ici que l'effet d'une action protoplasmique, encore inexpliquée, des cellules vivantes.

Quelles sont ces „forces" avec lesquelles nous aurons à compter?

Les expériences de Sachs nous ont appris que les substances nutritives se dirigent toujours des endroits où elles sont entassées et de ceux où elles prennent naissance, vers les lieux où elles sont employées ou mises en réserve. Dans ce travail nous ne nous occuperons que de branches en pleine végétation, de sorte que nous n'aurons pas à parler des matières de réserve. Ensuite, puisque les blessures se trouvent partout en dessous de tout feuillage, nous n'aurons à nous occuper que des substances préparées dans les feuilles et qui sont en train de descendre dans l'écorce, même selon les régles de Sachs. Si nous laissons de côté les substances hydrocarbonées, nécessaires à chaque cellule pour entretenir sa respiration, nous n'aurons ainsi à nous occuper que des méristèmes et des jeunes cellules auxquelles elles donnent naissance; ces méristèmes sont actuellement le cambium normal et les méristèmes cicatriciels qui se forment après la lésion de l'écore.

Voyons d'abord quel effet ces deux „forces" peuvent avoir en général dans nos expériences. Il faut se rappeler cependant ici que l'afflux de nourriture ne doit être considéré comme la cause du développement des tissus, mais que c'est au contraire la division des cellules et leur agrandissement qui sont les causes du courant qui va se diriger vers elles.

Cette thèse, déjà adoptée il y a longtemps [1]), a été fortifiée beaucoup par les belles recherches récentes de Haberlandt [2]) qui a pu démontrer que les cellules, pour se diviser, ont besoin de certaines substances spéciales, probablement des ferments, présents surtout dans les éléments du liber primaire, et que

1) Voir p. e.: Sachs, Arbeiten des botanischen Institutes in Würzburg, 1882, Bd. II, p. 439.

2) Zur Physiologie der Zellteilung; Sitzungsber. der kön. pr. Akademie der Wissensch. in Berlin, Bd. XVI, 27 März 1913.

même une abondance de matières nutritives ne peut causer qu'un agrandissement, mais sans division aucune. Ses expériences, n'ayant été exécutées qu'avec des tranches de pomme de terre, ne disent ainsi rien sur le liber secondaire, mais à ce qu'il me paraît il n'y a pas à douter, que celui-ci ne se comporte comme le liber primaire. Ces tissus amèneraient ainsi ces substances vers les méristèmes, qui agiraient après, par la division des cellules qui s'en suit, comme des points d'attraction pour les substances nutritives.

Cependant, si la division est ainsi l'action primaire et que l'afflux de nourriture n'est qu'un phénomène secondaire, la vitesse de l'accroîssement à chaque point donné dépendra entièrement de la quantité de substances qui y est amenée par l'attraction.

Quel rôle jouera le premier de ces méristèmes, le cambium, dans nos expériences?

Le cambium est situé, ainsi que les jeunes cellules libériennes et ligneuses, en dessous de ces couches du liber secondaire dans lesquelles les substances nutritives sont transportées. Tous ces éléments ayant besoin incessamment de ces matières, chaque cellule fera naître un courant, très faible et très court, dirigé radialement vers l'intérieur. Tous ces courants, aussi faibles qu'ils soient, affaibliront constamment le courant principal. Dans la branche intacte il y aura un équilibre sur ce point, c'est à dire que le courant qui descend des feuilles est assez fort pour pourvoir également aux besoins de toutes les cellules du cambium etc. et qu'il en reste encore pour les autres tissus, pour les racines etc. Mais il est autrement dans les branches mutilées, où les courants, contraints de prendre des chemins de traverse, plus difficiles à cause de la forme et de la disposition des éléments, sont rallentis de sorte qu'il s'y formera un entassement de nourriture. Ainsi la partie du cambium, située tout près du courant principal, aura à sa disposition une quantité de nourriture plus grande que d'ordinaire, ce qui causera un développement accéléré des tissus en cet endroit. Ce surplus était cependant destiné aux tissus situés un peu plus vers la base; ceux-ci ne recevront donc leur

portion que plus tard. De cette manière les blessures seront doublement la cause d'un retard, d'abord par le chemin plus difficile à parcourir et puis par la consommation plus grande, chemin faisant. Nous verrons la justesse de cette conclusion prouvée par plusieurs de nos expériences.

Quand le courant qui descend peut atteindre sans encombre chaque cellule du cambium d'une certaine partie de la branche, il y aura donc partout une distribution égale de nourriture.

Mais, supposons qu'un morceau rectangulaire de l'écorce a été enlevé, alors les circonstances seront devenues tout autres pour la partie située en bas de la plaie. Pour déterminer quelles en seront les suites, prenons en vue un cas déterminé, p. e. celui representé dans la figure 2, Pl. I; cette figure, comme la figure 5 de la même planche, qui en est un agrandissement, ont rapport à la branche n°. 2.

Toutes les cellules du cambium situées sur la ligne qui passe immédiatement à gauche de la blessure, (et à plus forte raison aussi celles placées encore plus vers la gauche) recevront leur nourriture d'en haut sans encombre ou retard, mais quant à celles situées un peu plus à droite de cette ligne, l'afflux normal leur sera coupé, de sorte qu'elles sont obligées de se procurer leur nourriture autrement. Ces substances sont en disponibilité dans le courant qui passe à gauche et ainsi les cellules de cambium en question iront exercer une attraction sur le courant et elles le feront dévier vers la droite. Le cambium situé encore plus vers la droite aura les mêmes besoins et exercera une attraction analogue, de sorte que le champ entier, situé en dessous de la blessure, agira comme un champ d'attraction. Quant à la direction de la force exercée, il est facile de voir que dans ce cas-ci elle doit être horizontale. Mais c'est seulement parceque la lèvre inférieure de la blessure est horizontale aussi car, quand celle-ci a une direction autre, oblique, la force résultante devra avoir aussi la même direction; nous en verrons des exemples plus tard quand nous parlerons de la branche n°. 10. La cause en

est que l'attraction des cellules de chaque rangée parallèle à la lèvre inférieure (ou supérieure), aura pour résultante une force parallèle à cette rangée, et ainsi l'action commun de toutes ces rangées, c'est à dire du champ entier, sera nécessairement une résultante ayant aussi la même direction.

La suite de cette action sera que le courant vertical subira une déviation, ici vers la droite, mais il va sans dire qu'une déviation analogue se serait montrée, quand le courant aurait eu une direction quelconque.

Cette action transversale du cambium est la seule avec laquelle nous aurons à compter ici, puisque le cambium nourri normalement, par le courant qui passe en dessus, ne peut aucunement influencer son cours.

Le développement anomal des tissus dans les environs des blessures est une autre cause d'afflux. Le bourrelet qui s'y forme se compose d'abord entièrement de callus, dû à une croîssance excessive du cambium et d'un méristème nouveau, qui, comme le phellogène, prenant naissance dans l'écorce, forme du parenchyme et du liège, fonctionnant ainsi comme couche protectrice; à la fin ce meristème paraît s'unir avec le bord libre du cambium.

On reconnait assez souvent au bourrelet les deux parties dont elle se compose, comme p. e. dans la partie de la branche 18, représentée dans la figure 1, Pl. VII; on y distingue la partie interne, beaucoup plus développée que la couche externe, ce qui démontre que des deux méristèmes c'est le cambium qui a été le plus actif. Après la blessure le bourrelet croît d'abord assez vite, mais plus tard cette vitesse diminue peu à peu.

Le développement de ces tissus nouveaux constituera ainsi la cause d'un afflux de matières nutritives vers les bords de la plaie, comme résultat d'une attraction. La direction de la force attractive doit être nécessairement perpendiculaire au bord de la blessure; quant à son intensité, elle doit être plus grande peu de temps après la blessure, pour diminuer ensuite peu à peu quand la croissance rallentit, sans cesser cependant jamais

tout à fait aussi longtemps que la plaie continue à réprésenter une interruption du courant normal descendant.

D'ailleurs l'attraction, n'étant exercée que par les tissus jeunes qui se trouvent tout à fait aux bords de la blessure, doit diminuer assez vite avec la distance, de sorte qu'elle sera même devenue nulle à une distance assez faible, disons de quelques millimètres seulement.

Il y a encore une force à laquelle on pourrait attribuer une certaine influence sur le transport des substances dans les plantes: elle serait la gravitation. Elle ne peut cependant pas être dominante et son influence doit être nécessairement très limitée en comparaison de celui de la „force speciale" en question; déjà le développement des branches des arbres pleureurs est là pour prouver que le transport des substances, doit être a peu près le même que chez les branches érigées, quoique dans les deux la gravitation agit en direction opposée.

La gravitation paraît cependant exercer quand même une certaine influence, quoique faible et seulement à la longue. Comme preuve on pourrait citer les expériences de Vöchting avec les boutures de *Heterocentron* [1]), cultivées en position renversée, qui montraient que les racines ne s'y développaient pas seulement à la base mais aussi, à la longue, à des distances plus ou moins grandes de cet endroit, quoique dans les boutures en position ordinaire elles ne se montraient qu'à la base seule. Il n'y aurait que l'influence directe de la gravitation sur les matières nutritives qui puisse, à ce qu'il paraît, expliquer phénomène.

Bien qu'il y ait ainsi lieu de croire à quelque influence de sa part, la gravitation n'a pas joué un rôle important dans mes recherches. Dans les branches verticales ou à peu près, elle aurait agi comme un faible renfort de la „force spéciale"; dans des branches inclinées, comme aux endroits où la force spéciale n'aurait plus sa direction verticale originaire, elle pourraît faire dévier un peu le courant. Mais, somme toute,

---

1) Ueber Organbildung im Pflanzenreich, 1878, I, p. 187.

son influence ne peut avoir été si grande de rendre les résultats de mes expériences douteuses, comme on le verra quand nous parlerons d'elles.

Dans tous les cas où on a affaire à des lésions assez larges, qui entravent beaucoup le courant ordinaire, il faut tenir compte de ce que les cellules vivantes du bois, c'est à dire le parenchyme ligneux et surtout les rayons médullaires agissent comme dépôts de nourriture. Alors, quand par l'arrêt du courant l'afflux devient excessif, une partie de l'excès peut être emagasinée dans ces tissus; d'autre part, s'il y a des endroits où le cambium et les jeunes cellules contigues manquent momentanément de nourriture, p. e. en dessous des lésions, elles peuvent puiser en certaine mesure dans la réserve contenue dans les éléments cités du bois.

Ceci a été prouvé, il y a déjà longtemps, par les experiences de Th. Hartig qui a démontré qu'après la décortication annulaire le bois en dessus de la blessure avait un poids spécifique plus grand que celui du bois en dessous, et que la cause en était la plus grande quantité d'amidon de réserve accumulé dans le premier.

Après ces observations générales, nous allons entamer l'analyse des phénomènes visibles sur les branches employées.

Mon but est de démontrer qu'il existe réellement dans le liber secondaire une „force spéciale" toujours en action et agissant dans une direction qui correspond à celle des éléments qui se trouvent à la surface du bois. J'estimerai avoir atteint mon but si je réussis à expliquer à l'aide des trois forces citées (attraction du cambium, des tissus traumatiques et de la „force speciale") toutes les particularités que les branches feront voir.

Nous allons parler d'abord des expériences qui, ayant duré peu de temps, ne montrent que des changements peu compliqués, pour traiter ensuite des autres à changements plus avancés.

I. Changements primaires.

1. Le dessin que l'on observe sur la surface du bois normal est très uniforme; il se compose de lignes fines, droites et longitudinales. Ce n'est que parfois, et alors à titre d'exception, qu'elles prennent une direction quelque peu oblique, comme p. e. dans la figure 6, Pl. I, ayant rapport à la branche no. 15, où elles font un angle de 8 degrés environ avec l'axe.

Cette striation uniforme indiquerait, comme nous le disions, que la „force spéciale", qui seule agit ici, aurait aussi une direction longitudinale ou bien, dans le cas de la branche 15, un peu oblique; on n'y trouve cependant aucun indice qui déciderait si cette force est dirigée vers le haut ou vers le bas.

2. Un tel dessin rectiligne se montre aussi très souvent en dessous, et surtout en dessus des blessures, quoique le caractère du tissu y est tout autre que celui du bois normal. Ce tissu n'est autre que le bois cicatriciel primaire, comme l'a intitulé De Vries [1]); il se compose, vu de l'extérieur, de fils minces, entièrement séparés entre eux par des bandelettes de parenchyme, plus ou moins larges. Ce tissu s'y développe sur une étendue plus ou moins grande, selon les circonstances; il se montre le plus distinctement dans la branche 7 (fig. 2 et 3, Pl. IV), mais on le retrouve dans plusieurs autres, desquelles je ne citerai ici que les suivantes: fig. 1, Pl. V; fig. 1 et 3, Pl. VI; fig. 2, Pl. VII; fig. 2, Pl. IX; fig. 2, 3, Pl. XI; fig. 2, Pl. XII. Les fissures que ce tissu fait voir en divers endroits qui ne se trouvent que dans les bandelettes de parenchyme, sont dues au dessèchement des branches.

Quoique je ne parle pas, dans ce travail-ci, des stuctures anatomiques, pour me limiter exclusivement aux questions physiologiques, j'ai cependant cru devoir faire une exception pour le bois cicatriciel primaire, dans le but d'en montrer la

1) Ueber Wundholz, Flora, 1876, p. 5.

structure sur coupe transversale, d'un endroit où il s'était fortement développé; ce cas se rapporte encore à la branche 7, Pl. IV, coupée seulement cinq semaines après la lésion.

A 7 millimètres en dessus de la blessure supérieure, c'est à dire à l'endroit même où commence la figure 3, le bois cicatriciel était encore très épais et c'est de cette partie que fut faite la coupe représentée dans le figure 5 de la même planche, à un grossissement de 25 fois. L'écorce y était encore présente; le bois cicatriciel à lui seul avait une épaisseur de 1.4 millimètre.

En dehors de la limite du bois normal *b*, formé avant la lésion, il se trouvait d'abord une série d'une dizaine de cellules parenchymateuses *p*, radialement élongées, ensuite des petites groupes séparées de 3 à 4 vaisseaux ligneux, *v*, 5 à 6 cellules parenchymateuses *p'*, et enfin de longs rayons, consistant alternativement en parenchyme, 4 à 5 cellules en large, *p''*, et d'une seule rangée de vaisseaux ligneux, *v'*, à peine ou non interrompue par quelque cellule parenchymateuse. Une telle rangée non interrompue comptait environ 35 de ces vaisseaux. Après ce point il y avait le cambium, *c*, puis le liber secondaire, *l*, des groupes de fibres libériennes, *f*, le parenchyme de l'écorce primaire, *e*, et enfin une mince couche, *l*, composée de phelloderme, de phellogène et de liège. Dans les cinq semaines que l'expérience avait duré chaque cellule de cambium avait ainsi formé, du côté du bois, non moins de 55 cellules.

A un endroit situé plus haut, le parenchyme qui sépare le bois cicatriciel du bois normal est remplacé par un tissu, ligneux aussi, mais formé de cellules courtes, comme de Vries les a déjà décrites dans son travail mentionné. On peut dire ainsi que le bois cicatriciel primaire consiste pour la plus grande partie en lames alternées de parenchyme et de séries de vaisseaux.

La direction des éléments de ce tissu, le premier formé après la lésion, n'ayant subi aucun changement par la seconde force qui est entré en jeu, c'est à dire par la réaction des tissus blessés, il s'en suit que cette dernière aura une direction parallèle à celle de la première. Mais, la différence entre le développement qui se produit à la lèvre supérieure et à la

lèvre inférieure, qu'on reconnait déjà dans son commencement aux figures 1 des Planches III et X, prouve que ces deux forces n'ont pas toujours la même direction et qu'à l'endroit où le développement a été le plus fort, c'est à dire à la lèvre supérieure, elles doivent se renforcer mutuellement tandis qu'à la lèvre inférieure, où ce tissu ne se développe qu'à un degré moindre, elles doivent s'affaiblir réciproquement; la grande différence qui peut naître ainsi à la longue se montre p. e. dans la figure 2, Pl. XII, provenant d'une expérience qui avait durée 5 mois et demi.

Puisque la réaction du tissu lésé se fait toujours sentir perpendiculairement au bord de la blessure, qu'elle est dirigée vers le bas en dessus et vers le haut en dessous d'elle, il s'en suit que l'autre force, dite „spéciale", doit être nécessairement dirigée vers le bas.

Ainsi conçu il s'en suit déjà qu'il doit exister en chaque endroit de l'écorce une action ou force qui pousse les substances vers le bas et c'est justement ce qu'il fallait démontrer!

Cette conclusion n'est cependant, pour ainsi dire, autre que le raisonnement plus détaillé de ce que les divers botanistes, adhérents à la théorie de la sève descendante à commencer par Malpighi, se sont dits. Mais c'est aussi pourquoi, bienque irréfutable et quoique obtenue à si peu de frais d'étude, elle ne doit nous suffire, d'autant moins qu'il s'agit ici de rétablir dans la physiologie une idée, délaissée pendant si longtemps, et parceque ce même résultat, à lui seul, s'est trouvé être trop faible pour convaincre les adhérents des vues de Sachs.

Pour les bords latéraux des blessures rectangulaires, en prenant comme exemple celle de la figure 2, Pl. I, le cas est tout autre. Le courant ordinaire, qui passe tout près de cet endroit, subira bien l'attraction des tissus blessés, mais il n'aura pas besoin de changer sa course pour satisfaire à leurs exigences, d'autant moins que, comme nous l'avons dit, l'influence de la blessure diminue très vite avec la distance.

Le long des bords latéraux il se formera donc aussi un tissu primaire, mais la grande quantité de nourriture qui y passe

continuellement fait paraître bien vite après le tissu définitif, beaucoup plus vite qu'en d'autres endroits moins abondamment nourris. La formation d'une crête réhaussée, comme on la voit p. e. dans la figure 3, Pl. I, en est le caractère le plus saillant. Nous aurons encore à parler souvent de ces crêtes plus tard.

3. L'inspection des endroits voisins des blessures fait voir que souvent la direction des éléments ligneux a beaucoup changé. Pour en étudier les causes choisissons encore un cas déterminé, peu compliqué, p. e. un des angles inférieurs d'une lésion rectangulaire, comme celle de la branche n°. 14 (de *Sanchesia*), représentée dans la figure 3, Pl. I; elle fût coupée 2 mois après l'opération.

Le côté latéral de la plaie est bordé par un épaississement très prononcé, une crête semblable à celle dont nous parlions plus haut, laquelle semble s'épanouir en dessous de la blessure en prenant la forme d'un éventail, ouvert sur 74 degrés environ. A gauche sa limite fait un angle de 5 degrés avec la verticale et son bord supérieur en fait ainsi un de 11 degrés avec la partie horizontale de la blessure.

Quelle est la cause de cet épanouissement?

L'éventail, s'étant déployé exclusivement vers le bas et vers la droite, fait déjà présumer l'action de deux forces, l'une longitudinale et dirigée vers le bas, l'autre transversale dirigée vers la droite: la première ne peut être encore que la force „spéciale", la seconde doit représenter l'action du cambium situé à droite, car c'est à ce point juste de la branche que sont réalisées les circonstances desquelles nous avons déjà parlé (p. 12). Par l'action de cette dernière le bord gauche de l'éventail s'est développé d'abord, faisant, comme nous le disions, un angle de 5 degrés environ avec l'axe; de cette déviation on pourrait même déduire par calcul que la force totale avec laquelle le cambium latéral attirait alors les substances a dû être environ un onzième de la force „spéciale".

Mais la déviation ne s'est pas arrêtée là, parceque ensuite l'éventail s'est déployé de plus en plus vers la droite; c'est

cependant encore le cambium qui en est la cause, lequel, tirant toujours les substances à droite, fait dévier les courants de plus en plus, jusqu'à ce que le dernier ait pris une direction de 11 degrés en dessous du bord horizontal de la blessure. Il paraît qu'à ce moment l'équilibre fut atteint, ce qui s'explique à cause de la diminution que subit de point en point la force exercée par le cambium, parceque la partie mal nourrie, et avec elle la force, devient de plus en plus petite quand le bord supérieur de l'éventail continue de s'approcher du bord de la blessure.

A son bout le bord supérieur de l'éventail, droit jusqu' alors, décrit une courbe qui va s'unir ensuite avec les courants longitudinaux du bois normal. Si l'expérience avait duré plus longtemps cette courbure, toujours sujette à l'influence du cambium mal nourri à côté, aurait subi encore une deviation, de sorte qu'il se serait formé ainsi à nouveau un prolongement droit du bord supérieur de l'éventail avec encore une courbure à son bout. Ainsi ce jeu se serait continué jusqu'à ce que les éventails des deux côtés de la blessure se soient rencontrés, car alors seulement tout le cambium en dessous de la plaie eut été suffisamment nourri. Les autres courants, passant entre les deux bords de l'éventail, vont se recourber aussi vers le bas pour disparaître dans le dessin du bois normal; alors il n'y a plus que le bord gauche de l'éventail qui est distinctement visible; on le voit même encore en bas dans la figure citée.

D'autres branches, à blessures analogues, pour lesquelles l'expérience avait duré moins longtemps, comme p. e. le n°. 12 (½ mois), (fig. 1, pl. I) et le n°. 2 (1½ mois), fig. 2 même planche, montrent des stades de développement moins avancés; elles fournissent ainsi la preuve que l'éventail du n°. 14 s'est vraiment développé à partir du bord gauche; (la ligne blanche dans les figures citées indique le milieu de chaque plaie).

La figure 3, Planche II, représente encore la branche n°. 14, mais vue de devant; elle fait voir e. a. une partie des éventails qui s'étaient développés des deux côtés de la blessure (l'inférieure).

Elle montre aussi qu'il y restait encore une espace assez grande inoccupée entre les deux. Près de la lésion supérieure les deux éventails se sont développés évidemment de la même manière, mais, cette plaie n'ayant que la moitié de la largeur de l'autre, ils ont réussi dans les deux mois à recouvrir l'espace entier qui les séparait d'abord. Le point de rencontre, nettement visible, est situé en dessous de la limite inférieure de la blessure, qu'on reconnait encore à l'incision qui avait pénétré jusque dans le bois. En dessous des deux blessures les mêmes événements avaient eu lieu.

4. La branche n°. 2, fig. 5 de la planche I (agrandissement d'une partie de la figure 2 de la même planche (montre encore quelque autre chose: le plumet (comme on pourrait appeler l'ensemble des courants qui constituent le champ de combinaisons) qui s'est développé en dessous de la blessure, est étiré dans une pointe assez longue dirigée en bas et un peu à droite: c'est le commencement de l'éventail. Plus haut, près de la blessure il y en a cependant encore une autre, plus petite, qui a pris une direction moins inclinée. S'il est bien vrai que le développement du courant est, à tout point voulu, le résultat des forces qui y sont en action, ce petit plumet latéral devra son origine aussi à l'action d'une de ces forces. Je crois le trouver en effet dans l'attraction exercée par les tissus blessés au bord de la plaie, laquelle est plus forte que celle du cambium, surtout dans les premiers temps après la lésion. Cette force doit ainsi causer une déviation supplémentaire et c'est à celle-là que le plumet latéral, qui n'est pas plus long que 2 millimètres, doit son origine. Le fait que ce petit plumet ne sort pas de la marge occupée par le bois cicatriciel primaire (ce qui se voit très bien sur la branche même, mais moins distinctement dans la figure) est une preuve de plus que l'explication donnée doit être juste.

L'autre extrémité de la blessure montre un plumet latéral tout à fait analogue.

5. Voyons maintenant ce qui se passe en dessus des blessures

rectangulaires, et prenons encore comme exemple les figures 1 et 2 de la planche I.

Le courant longitudinal ordinaire qui passe juste du côté gauche de la blessure trouve à droite également un champ de cambium qui demande de la nourriture. Celui-ci n'a cependant pas besoin d'en emprunter à ces courants; il y en a même abondance puisqu'il en arrive incessament, poussé vers le bas par la force „spéciale", qui ne trouve ni occasion de poursuivre son chemin, ni moyen d'être consommée. Même le bourrelet et le bois cicatriciel primaire qui s'y vont développer et les rayons médullaires qui vont se remplir de matières de réserve, n'y suffisent pas. Les éléments, surchargés d'aliments, cherchent ainsi une issue pour le surplus; ils n'en trouvent une qu'en direction latérale c'est à dire, dans le cas présent, vers la gauche.

Tel courant qui est interrompu par la blessure et qui est situé le plus vers la gauche, trouvera donc de ce côté un courant parallèle, mais non-interrompu; c'est par le moyen de celui-ci que le premier pourra se délivrer du surplus, mais seulement quand un chemin de travers aura mis les deux courants en communication. Quand ce premier courant aura ainsi éloigné le superflu, il pourra servir de son côté comme issue envers le courant suivant interrompu, et ainsi ils se constitueront successivement, et de proche en proche, de telles communications latérales. Celles-ci sont parfois horizontales, mais ordinairement elles ont une position inclinée, et bien en descendant vers l'angle de la blessure; ainsi dans nos figures elles descendent vers la gauche. D'abord il ne s'en développe donc que quelques unes, situées tout près de l'angle de la blessure; comme p. e. dans la figure 1 citée, mais ensuite d'autres en naissent à distances toujours plus grandes, non seulement vers le milieu de la plaie mais aussi vers le haut (fig. 2). Il se forme ainsi un champ, qui à la longue peut couvrir d'assez grandes surfaces, montrant un dessin tout particulier, formé par des lignes longitudinales liées entre elles par de courtes lignes obliques ou horizontales. Un tel champ, que nous rencontrerons plus tard très souvent, portera ensuite le nom de „champ de com-

binaisons"; il montre à lui seul déjà qu'il y a en cet endroit deux forces en action qui ne se sont pas encore combinées de façon à former un seul résultante et qui travaillent ainsi encore, pour ainsi dire, chacune pour son propre compte.

Un tel „champ de combinaisons" apparaît toujours en dessus des angles des blessures pas trop vieilles; un dessin très net en offre la fig. 2, Pl. III, en dessus de la blessure supérieure comme la figure 2, Pl. IX; c'est surtout la partie du milieu de cette figure-là qui donne une ideé très exacte de la structure d'un „champ de combinaisons" dans son état primitif.

Les éventails, desquels nous nous parlions plus haut, ne sont d'abord autre que de tels champs de combinaisons, mais ici les petits courants obliques ont une autre direction: ils descendent vers la droite, ce qui prouve encore qu'ils indiquent, à eux seuls déjà, la direction que prend le courant.

Les observations, citées ci-dessus, nous ont appris qu'en dessus de la blessure les substances sont transportées des endroits où il y a surabondance vers ceux par où passe le courant normal, tandis qu'en dessous le courant se dirige des endroits où le courant normal passe vers des lieux qui manquent de nourriture; il s'en suit donc que la direction que prend le courant est déterminé aussi par la quantité relative de substances présentes en divers endroits voisins.

Le dessin des champs de combinaisons fait voir en second lieu que le chemin que prend le courant à travers un tel champ est composé en partie de petits courants de communication, qui se sont presque toujours développés dans une direction descendante. On pourrait y voir aussi l'action d'une tendance „descendante" dans les éléments qui sont ainsi reliés entre eux.

En dessus des plaies les „champs de combinaisons" s'étendent plus loin qu'ils ne le font en dessous (on le voit p. e. déjà dans la figure 2, Pl. I) ce qui doit être attribué à l'abondance de nourriture en dessus de la blessure. Par cette même raison on voit disparaître tels champs plus vite en dessus de la plaie qu'en dessous, ce que fait voir p. e. la fig. 3, Pl. I, où il persiste encore en bas tandis qu'il a disparu en haut; car nous

verrons plus tard que peu à peu ces champs sont remplacés par des structures de caractères différents.

6. Jusqu'ici nous avons eu en vue seulement les blessures rectangulaires; il faut parler maintenant de l'effet que produisent les blessures fortement inclinées, comme celles de la branche n°. 1 (Pl. IX). Le N°. 10 (Pl. VIII), où la décortication a été appliquée en forme de spirale, se trouve bien aussi dans le même cas, mais nous en parlerons dans le chapitre suivant, parcequ'elle ne montre presque plus de changements primaires.

La branche n°. 1 a servi pour une expérience toute spéciale, laquelle sera traitée plus tard dans le chapitre III; ici nous ne nous occuperons que des blessures obliques seules. Il y en a deux paires: une paire supérieure, qui se touchent au sommet, et l'autre, inférieure, qui sont séparées dès leur commencement; la figure 1, Pl. IX, qui fait voir la partie supérieure des deux paires, nous suffira pour le moment. La durée de cet expérience avait été $1^1/_2$ mois.

Parlons en premier lieu des blessures supérieures: les substances qui descendent sont arrêtées par le bord supérieur de ces plaies, comme en dessus d'une plaie transversale. Cependant près de celle-ci chacun des petits courants descendants arrêtés se trouve entre deux courants analogues qui sont arrêtés au même moment, tandis que la blessure oblique arrête ces petits courants l'un après l'autre. Le courant arrêté aura ainsi un surplus de substances, lequel manquera à son voisin qui est arrêté seulement un peu plus tard, de sorte qu'il devra se former aussi un petit courant oblique, qui, en établissant la communication entre les deux courants, fournit l'occasion au surplus de découler vers le courant voisin. Ce petit courant descendra evidemment dans le même sens que la blessure. Ceci se répétera de la même manière le long de tout le bord supérieur et ainsi un champ de combinaisons se formera aussi long que la plaie même; il ne sera cependant pas large, car le surplus, ayant partout occasion de découler vers le bas, ne fera pas sentir son influence à côté à grande distance.

L'écoulement le long de la plaie et l'attraction exercée par le tissu blessé causent ensuite la formation d'une crête, peu forte il est vrai, mais qui commence déjà dès le sommet de ces blessures.

Les plaies inférieures de cette branche montrent un effet analogue aux supérieures, parce qu'elles se trouvent dans les mêmes conditions. Aussi la figure 1 fait voir très nettement le champ de combinaisons en dessus de la plaie droite.

Il y a cependant une différence en quantité, parceque le long des blessures supérieures il s'écoule les substances qui descendent de toutes les parties supérieures, tandis qu'il n'arrive aux plaies inférieures que seules les substances qui s'étaient accumulées dans la petite portion de tissu comprise entre les plaies. Le courant qui s'y établit devra ainsi être moins fort, surtout au commencement; seul en descendant il gagnera un peu en force par tous les petits courants verticaux qui vont s'unir avec lui. La branche fait voir cette différence très nettement: la blessure en question, donc la droite, est bordée par en haut d'un champ de combinaisons, mais au commencement le bord épaissi y manque (fig. 1 et 3); ce n'est que plus bas (environ 2 centimètres plus loin) que la crête commence à se montrer (fig. 1) pour grossir ensuite de plus en plus. Il est donc bien manifeste que dans le tissu, compris entre les blessures obliques supérieures et inférieures, les substances ont obéi à une force qui les faisait descendre. Selon les idées de Sachs ceci n'aurait pas dû avoir lieu en cet endroit, parceque dans cette direction il y avait seulement une issue vers le sommet de la branche.

Regardons maintenant les côtés inférieurs des deux paires de plaies. Ceux de la paire supérieure ne montrent rien du tout; dans la figure 1, Pl. IX, on reconnaît le bord inférieur à sa teinte moins foncée en comparaison avec celle de la plaie même, mais on voit aussi qu'il n'y a aucune production de tissu nouveau; même le bois cicatriciel primaire y manque tout à fait.

La descente à tout point de la nourriture à cause de la „force speciale" en est la cause manifeste.

Près des blessures inférieures ces bords inférieurs seraient dans les mêmes circonstances, s'il n'y avait le courant qui descend

entre les deux bouts de ces blessures. On voit ces deux bouts revêtus chacun d'un plumet, duquel une partie descend entre les deux blessures. Mais, au lieu de prendre le chemin vertical et direct, on voit un champ de combinaisons descendre obliquement le long de la blessure; peu à peu ce champ devient moins distinct et finit par se résoudre dans le dessin du bois normal; notre figure 3 en donne une idée assez exacte.

L'explication de ces particularités est bien simple: c'est l'attraction de la blessure qui fait d'abord dévier les courants de leur direction verticale, tandis que l'influence de la force „spéciale'', agissant incessamment et sur tous les points, les ramène enfin, peu à peu, dans leur voie normale. A la plaie droite le courant va s'éloigner du bord à 23 millimètres en dessous du bout de la blessure; à la plaie gauche, le long de laquelle passe un courant un peu plus fort, l'éloignement n'a lieu qu'à une distance plus grande, de 45 millimètres.

Un cas analogue se fait voir dans la branche n^{0}. 10 (blessure à spirale) pendant le premier tour (voir la planche VIII, fig. 2 (2)): la couche de bois nouveau est le plus épais en haut à gauche tandis qu'à droite il l'est en bas; aussi voit-on, pour ainsi dire, descendre le courant vers le bas pendant ce demi tour, entre I et II.

A la suite le bord inférieur de cette lésion se comportait tout à fait comme les bords analogues des blessures supérieures, c'est à dire qu'aucun tissu nouveau ne s'y est formé pendant le cours de l'expérience.

7. Quand une branche porte deux blessures superposées, assez distantes, comme p. e. dans les branches n^{0}. 13 et 14 (Planche II), la supérieure n'aura aucune influence sur ce qui se passe aux environs de l'inférieure. Cependant si la distance est moindre une telle influence se montre d'une manière évidente.

Comme exemple je choisirai la branche n^{0}. 6 (fig. 1, 2, 3, 4, Planche III) qui porte deux blessures, larges de 4 millimètres, et d'une longueur de 44 millimètres, ou d'environ $^{3}/_{4}$ de la circonférence. Elles sont alternantes, comme le fait voir la figure schématique, 4, placées à une distance, relativement faible,

de 17 millimètres. L'expérience a duré cinq semaines environ.

Pour la blessure supérieure entière, comme pour cette partie de l'inférieure qui est située en dessous de l'espace que laisse libre la lésion supérieure, les conditions sont les mêmes que pour tout autre blessure transversale. Aussi voit-on en ces endroits le bois cicatriciel primaire très nettement formé; dans les figures on le reconnait facilement à sa teinte plus foncée. Ensuite il y a les champs de combinaisons en forme de plumets, se recourbant au dessus des angles de la plaie supérieure. Quant aux régions en bas des blessures, elles ne montrent aucune différence avec ces parties des blessures simples d'où les substances peuvent descendre librement. Il ne se montre donc de champs de combinaisons que dans les parties comprises entre les bouts correspondants des deux blessures, comme les figures le montrent nettement. Ces deux parties ont à peu près la forme d'un triangle rectangulaire, mesurant 17 millimètres en haut et en large; c'est à dessein que ces deux mesures sont faites égales, car ainsi la ligne qui unit les bouts des deux blessures fait avec la verticale un angle de 45 degrès.

D'après ce que nous avons appris sur la formation des „champs de combinaisons" on peut déduire d'avance ce qui se sera passé dans les triangles. Mais la question est ici moins simple, puisque les circonstances sont diverses dans chacun des angles. Dans l'angle supérieur les substances venant d'en haut, passant tout près du bout latéral de la blessure, seront attirées à gauche (si nous prenons comme exemple, d'abord la partie visible dans les figures 1 (1) et (3)) par le cambium qui manque de nourriture; à l'angle inférieur (attenant au bout de la blessure inférieure) les matières iront en descendant chercher une issue à gauche pour contourner le bout de cette plaie, et enfin, aux environs du rectangle les substances, descendant librement d'en haut jusqu'à cette blessure, s'y accumuleront et ne pourront poursuivre leur chemin qu'en cherchant une communication, qu'elles retrouveront le plus vite vers la gauche. Ces conditions différentes seront les plus accentuées aux angles mêmes, de sorte que les champs de combinaisons ont dû se développer à partir de ces points.

D'après ce raisonnement trois champs de combinaisons séparés devraient se former d'abord qui, à la fin dans un petit espace comme ici, devraient s'unir bien vite en un seul.

Heureusement l'expérience a été interrompue à un moment assez favorable pour montrer la justesse de cette déduction: les figures 2 et 3 font voir les deux triangles à un grossissement de $2^1/_2$ fois. Dans la figure 2 on remarque d'abord une partie supérieure ($3a_1$ dans la figure 4) qui montre entièrement la forme d'un plumet tel qu'on en retrouve ordinairement en dessous des bouts de blessures rectangulaires, comme nous l'avons rencontré p. e. dans les figures 1 et 2, Pl. I. En dessous il y a un autre plumet très petit qui s'incline sur le bout de la blessure inférieure ($3c_1$), comme on les retrouve toujours dans les endroits analogues, et puis entre les deux, un champ de combinaisons ($3b_1$) qui est entré en contact plus intime avec $3c_1$ qu'avec $3a_1$. Les trois parties ne sont donc plus séparées entièrement, mais les communications entre elles ne gâtent pas tout à fait le tableau. De l'autre côté ces communications ont tellement augmenté, qu'il est devenu difficile d'analyser le champ entier; quoiqu'on reconnaisse encore les plumets en dessous de la blessure supérieure ($3a$ dans la figure 4), celui en dessus de l'inférieure ($3c$) et entre eux deux un réseau, à mailles plus grandes composé de lignes perpendiculaires et d'obliques ($3b$), ce tableau entier ne pourrait être cité comme preuve suffisante de la justesse de nos déductions.

8. J'ai fait encore une autre expérience analogue, avec la branche n°. 7 (fig. 1, 2, 3, 4, Pl. IV), mais variée de manière à fortier d'un part le courant descendant et en grossissant, d'autre part, les obtacles qu'il aurait à vaincre; j'ai obtenu le premier en reliant entre elles les deux blessures transversales supérieures (I et II) par le moyen d'une autre, longitudinale, de sorte que toutes les matières venant d'en haut ne trouveraient qu'une seule issue (au lieu de deux, comme dans la branche 6 de laquelle nous parlions plus haut). Les difficultés furent agrandies d'abord en rapprochant encore les blessures et puis, en

faisant une troisième blessure en dessous des deux autres, alternante avec la dernière de ces deux. Les distances furent choisies telles que les courants devaient défléchir de leur course ordinaire d'abord (entre les blessures I et II) sur 65 degrés environ et ensuite, entre II et III, sur 50 degrès (dans l'expérience précédente ce n'était qu'une fois et alors sur 45 degrés seulement). Cette expérience dura aussi 5 semaines, mais la troisième blessure fut faite 2 semaines après les autres. Une seconde expérience, absolument analogue à celle-ci, fut encore faite avec la branche n°. 18 (Pl. VII); elle a durée 2 mois et demi, juste le temps double du n°. 7. Parcequ'elle ne montre que des stades ultérieurs, nous en parlerons dans le chapitre suivant.

Le bourrelet à la lèvre supérieure de la blessure I, Pl. IV, était fortement développé. A celle de la suivante il y en avait une aussi sur toute sa longueur; il était le plus fort à l'endroit qui reçut directement la nourriture venant d'en haut (fig. 1 (2)) mais il diminuait sensiblement vers la droite où il allait se trouver en dessous de la blessure I.

A la troisième blessure, agée de 3 semaines seulement, le bourrelet était à peine développé.

Il y a plusieurs observations remarquables à faire sur cette branche, dont nous reparlerons d'ailleurs encore plus tard. D'abord il y a la grande mesure dans laquelle le bois cicatriciel primaire s'est développé, comme le montre la figure 2. C'est aussi de ce tissu que nous avons donné une description plus haut (p. 17) et auquel se rapporte la figure 5, Pl. IV.

La partie comprise entre les blessures I et II est entièrement occupée par un réseau irrégulier. Dans le coin gauche et en bas, fig. 2 (2), il y a cependant des lignes longitudinales qui dominent quelque peu dans le dessin, tandis que le coin droit et en haut n'a pas changé du tout de dessin (fig. 3).

Le fait que le courant a eu grand peine à se frayer un chemin, presque horizontal, à travers un champ si étroit, est probablement la cause de l'irrégularité du réseau, telle que je n'en ai rencontrée aucune dans mes autres expériences. Un commencement du courant nouveau est visible en dessus

du bout extrême de la blessure II, de laquelle il va suivre ensuite le côté vertical. Arrivé à ce point deux chemins lui sont ouverts pour atteindre la base de la branche; tous les deux doivent contourner un des bouts de la blessure III, desquels celui à gauche est éloigné de 8 millimètres, l'autre à 22. Aussi le courant a-t-il choisi le plus court et s'est il développé vers la gauche, comme le montre la figure 3 et la figure 4 (à 3*a*). A droite il s'est formé aussi nombre de petites communications obliques entre les courants longitudinaux dominants, mais il n'y a pas de direction prévalante. Ceci s'explique facilement par le manque de substances, parceque en cet endroit tout afflux d'en haut a été coupé par la blessure I.

A gauche, au coin de la blessure II, un champ de combinaisons distinct s'est ainsi formé, mais il n'a pu se développer dans le temps donné que sur 3 millimètres seulement. D'autre part, au coin gauche de la blessure III un petit plumet s'est formé en haut comme en bas (3*b* dans la figure 4), mais le premier ne s'est pas développé assez loin dans les 3 semaines pour atteindre le courant qui descendait de la blessure II.

Si l'expérience précédente (branche n°. 6, Pl. III) nous faisait déjà présumer que le champ de combinaisons en forme de triangle s'est développé à partir de trois points différents, voici maintenant ces trois parties entièrement séparées. Il y a d'abord le courant venant d'en haut, contournant la blessure II et n'ayant pas eu la force ni le temps de poursuivre sa route indiquée vers le bout de la blessure III, ensuite le petit plumet prenant naissance au bout supérieur de la blessure III qui n'a pas eu non plus le temps de regagner le courant qui allait à sa rencontre et enfin le champ entre les deux qui n'a pas changé du tout, évidemment parce que la partie, située à droite de la blessure II (qui aidait dans la branche 6 à constituer la communication entre les deux plumets) est restée inactive par manque de substances nutritives, qui ne pouvaient descendre jusqu'à la blessure II à cause de la blessure I superposée.

Voici donc un nombre d'observations très différentes ayant

rapport à la structure du bois nouveau qui s'est développé dans les environs des blessures. Les discussions précédentes ont fait voir que toutes ces structures se laissent expliquer sans aucune difficulté à l'aide des trois forces citées, mais aussi que chacune des trois est absolument indispensable pour expliquer tous les cas observés et que surtout la „force spéciale" ne pourrait manquer dans aucun cas.

II. Changements ulterieurs.

Dans le chapitre précédent nous avons vu comment la communication entre le sommet et la base des branches, rendue difficile par les blessures, se rétablit peu à peu par l'apparition de petits courants transversaux, formant avec les courants longitudinaux primaires des réseaux, que nous ayons appelé des „champs de combinaisons".

Quoique ces réseaux reconstituent ainsi des chemins practicables, ces nombreux courants faibles, dispersés en forme de zigzag sur un champ assez large, ne peuvent suffir aux besoins des branches fortes comme celles qui servaient pour nos expériences. Le transport plus intensif a besoin de communications plus larges et de chemins plus directs que les réseaux ne lui peuvent offrir. Les changements ultérieurs, desquels nous avons à parler maintenant, ne sont en principe autre chose que les améliorations: les chemins en zigzag sont remplacés par des voies moins sinueuses tandis que le champ, sur lequel le transport a lieu, va se rétrécir, pour se limiter enfin au trajet le plus court de largeur suffisante. En observant les „champs de combinaisons" dans leurs degrés successifs de développement, tous ces changements se montrent, l'un après l'autre.

Dans son stade primitif un tel champ consiste en „courants" primaires longitudinaux assez rapprochés, liés entre eux à assez grandes distances par de petits courants transversaux ou obliques formant ensemble, d'après les circonstances, des parallélogrammes ou des losanges. On en voit des exemples dans nos

figures 2, Pl. III en dessus de la blessure I; fig. 2, Pl. IX; fig. 2, Pl. X. Ce stade reste le plus longtemps sans changer quand le but n'est autre que de former un courant définitif, qui aura une direction fortement inclinée, comme c'est vraiment le cas dans les figures citées.

Mais quand les circonstances exigent une déviation de la verticale beaucoup plus forte, les autres stades de développement vont paraître bien vite. Dans ces cas les communications latérales sont même déjà plus nombreuses dès le début et ensuite elles deviennent bien vite plus fortes que les courants longitudinaux, de sorte que dans le dessin la ligne transversale ou oblique commence à dominer. Ce dessin différent est représenté p. e. dans les figures 2 et 5, Pl. I; fig. 2 et 3, Pl. III (entre les deux blessures) et enfin dans la fig. 2, Pl. IX, où l'on voit au milieu le stade primitif, très net dans la partie inférieure, passer peu à peu, vers le haut, dans le stade secondaire.

Parfois ces epaississements des courants transversaux forment à eux seuls des ensembles, qui ont l'air d'être des courants unis, joignant par des trajets différents, mais courbés, les deux points à relier; on les voit surtout dans la figure 3, Pl. III, citée.

Cependant, même dans ces cas-là les zigzags n'ont pas disparu tout à fait, car le dessin en question n'est obtenu que parceque les angles obtus des losanges, existant encore, se sont arrondis.

Plus tard le tissu nouveau tend à reprendre de plus en plus la structure ordinaire, ce qui est obtenu d'abord par la diminution du tissu parenchymateux, c'est à dire des mailles dans le réseau des champs de combinaisons, qui prennent ainsi le caractère des rayons médullaires. Ce sont les éléments lignifiés qui remplacent les parties de parenchyme disparues. Mais même alors le changement n'est pas encore fini, parceque les rayons médullaires sont encore beaucoup plus courts et plus larges que d'ordinaire, de sorte que les éléments ligneux ont un cours plus sinueux que dans le bois normal.

Ce passage des champs de combinaisons en tissu ligneux

normal s'effectue d'autant plus vite, que la nutrition est plus abondante, de sorte que le stade définitif est atteint le premier en ces endroits par où passe un courant fort et peu large.

Ceci est p. e. toujours le cas aux bords latéraux des blessures rectangulaires,; il s'y développent des saillies ou crêtes qui ont déjà le caractère du bois normal ou presque normal, quand les autres parties nouvelles montrent encore des réseaux à mailles assez larges. Comme exemples je pourrais citer les figures 3 et 5 de la planche I, où l'on voit des degrés de transition différents entre les réseaux et le bois presque normal formant la crête rehaussée. Les figures 2 et 3, Pl. III, montrent la même chose, surtout à côté de la blessure supérieure et on les retrouve partout dans les cas analogues, comme en outre dans d'autres cas, desquels je vais citer encore deux.

Le premier se rapporte à la branche n⁰. 10 (blessure en spirale) de laquelle sont prises les trois figures 1 à 3 qui se trouvent sur la planche VIII. On y remarque presque à chaque point, mais surtout sur la partie en dessous du second tour (entre II et III, des figures 1 et 2) les transitions de l'un des tissus dans l'autre: en haut un ruban mince de bois cicatriciel primaire apparaît, plus bas le dessin régulier du bois normal (non épaissi), ensuite le réseau dans ses deux formes (d'abord à lignes verticales dominantes, ensuite à mailles rétrécies en forme de losanges) et enfin, en bas, une crête à structure de bois presque normal, fortement développée, longeant le bord supérieur de la blessure.

L'autre exemple se voit chez de fortes branches en dessus d'une blessure annulaire incomplète. Nous avons déjà parlé du plumet qui se développe peu à peu, à partir du bord vertical de la plaie, vers le haut en se recourbant un peu sur la blessure (p. 22; fig. 2, Pl. I). Ces plumets, un de chaque côté, s'étendent de plus en plus dans la direction primitive et peuvent finir par se joindre à une distance assez grande en dessus de la blessure. Le triangle qu'ils enclosent retient le caractère du bois normal; on en voit des exemples dans la figure (schématique) 5, Pl. VII, en dessus des blessures I et II, comme dans

les figures 4, 6 et 7, même planche, en dessus de la plaie supérieure).

D'abord ces plumets montrent le dessin des champs de combinaisons, mais quand le courant va se rétrécir sur un chemin plus étroit, le dessin change et l'aspect du bois à peu près normal se rétablit; dans les figures schématiques, p. e. de la planche VII, ces tissus sont indiqués par *4*.

Il reste cependant des petites parties de ces champs de combinaisons, qu'on retrouve surtout aux endroits où les champs ont des courbures très fortes, c'est à dire en ces lieux où le courant, pour pendre le chemin le plus court, doit s'écarter le plus du bord du champ occupé par le réseau. Ces restes montrent tantôt le dessin primaire de ce réseau à lignes verticales dominantes, ou bien des losanges plus étroits comme stade secondaire; dans les figures schématiques ces deux formes sont indiquées, la première par *3*, la seconde par *3'*. Les photographies de ces branches, surtout p. e. de la branche 8 (Pl. V), montrent très nettement ces dessins divers ainsi que la transition de l'un dans l'autre, qui ne manque d'ailleurs nulle part.

Quand ces branches se développent vigoureusement des parties rehaussées, des vraies crêtes, vont se montrer encore sur les chemins déjà rétrécis (*4* des figures citées); ces crêtes, qui étaient visibles sur les branches 8 et 19, sont désignées dans les figures correspondantes 5 et 7 par *4'*; elles déterminent le chemin de ce que je vais appeler ensuite le courant „principal". Elles sont bien évidentes aussi sur la branche n°. 19 (fig. 1, Pl. VI) et on les reconnait encore plus facilement sur le dessin *A*, de la figure 2, représentant la coupe transversale de cette branche à 4 centimètres en dessus de la blessure supérieure. Cette crête désignait tellement le courant „principal" qu'il n'y a, même à cette distance en dessus de toute blessure, presque pas d'épaississement sauf à l'endroit de ces crêtes.

Si la branche va s'épaissir surtout à ces endroits des champs de combinaisons par où la plus grande partie des substances passe, cela ne dit pas que les autres parties ne s'épaississent

pas. Au-contraire, mais ce développement est moins fort que dans le tissu à côté et surtout il n'est pas accompagné d'un changement de dessin. Ainsi, les endroits indiqués dans les figures citées de la planche VII par *3* et *3'*, ont aussi subi un épaississement assez fort. On le voit p. e. au triangle, situé en dessous de la blessure I de la figure schématique 5 (Pl. VII), qu'on retrouve dans la photographie 1 (3) de la planche V. La figure 1 (4), où l'on voit ce tissu de côté, fait voir distinctement combien la branche s'est épaissie en cet endroit; il l'est même plus que la lèvre supérieure de cette blessure.

Parfois, mais je ne l'ai vu que dans un seul cas, le dessin du bois normal en dessous d'une blessure ne change pas en s'épaississant. On voit ce dessin normal du bois sous la blessure inférieure de la branche 13 (fig. 1, Pl. II), tandis que la figure 4, Pl. I, qui montre la même plaie vue de côté, fait voir quel épaississement a eu lieu pendant les deux mois que l'expérience a duré.

Après ces remarques préliminaires nous pouvons entamer la description des expériences de plus longue durée. Pour en faciliter la revue, j'ai ajouté aux photographies les dessins schématiques, représentants à moitié grandeur naturelle les surfaces des branches en question, développées en plat, dans lesquelles sont indiqués les blessures et les tissus formés.

Ces tissus divers sont désignés par des chiffres, qui ont la signification suivante:

1. surface inaltéré du bois normal,
2. bois cicatriciel primaire,
3. champ de combinaisons, où les lignes verticales sont encore dominantes,
3'. champ de combinaisons, à réseau plus irrégulier,
4. couche définitive de bois presque normal (seul les rayons médullaires sont encore plus larges et moins hauts),
4'. crête qui s'était développée localement sur la couche *4*, due au „courant principal".

Les radicelles y sont indiquées en outre, et désignées par de petits cercles.

Il va sans dire qu'il était parfois assez difficile de déterminer les limites exactes des dessins divers, mais jamais ces difficultés n'ont été insurmontables. Un choix de figures a été fait pour offrir, autant que possible, l'occasion de vérifier les faits principaux desquels nous allons parler.

Les premières expériences à décrire se rapportent à de simples blessures rectangulaires transversales. C'est encore des branches n°. 13 et n°. 14 (Pl. II) que nous avons à parler. Chaque branche porte deux de ces blessures, l'une (comprenant un quart de la circonférence) à une distance de 4 centimètres en dessus de l'autre, qui en embrassait la moitié. Les figures 4, Pl. I et 1, 2, Pl. II ont rapport à la branche n°. 13 (de *Acalypha*) tandis que les figures 3, Pl. I et 3, 4, Pl. II, se rapportent à la branche n°. 14; c'est seulement cette branche-ci qui provient d'un *Sanchesia* [1]); (les lignes blanches sur les blessures indiquent leur milieu). Les expériences durèrent 2 mois.

De la branche n°. 13 la grande blessure inférieure (II) est la plus instructive et c'est avec elle que nous allons commencer notre description. En dessus d'elle (fig. 1 et 2, Pl. II) on remarque d'abord un triangle, *2* dans la figure 2, qu'on reconnaît aux lignes verticales, plus foncées et parallèles, comme étant du bois cicatriciel primaire, qui s'étend jusqu'au callus qui borde la blessure. En dessous il y a un triangle semblable, *1*; seul une mince bandelette consiste en bois cicatriciel primaire, mais tout le reste ne montre pas de différence avec le bois normal.

Une forte crête (*4*) passe de chaque côté de la blessure; en dessus comme en dessous ces crêtes, fortement recourbées, se rapprochent sans se rencontrer cependant. Entre les crêtes et les triangles il y a partout un champ de combinaisons (*3*) et même reste-t-il en dessus encore une petite portion de bois normal (*1*) au sommet du triangle de bois cicatriciel primaire (*2*).

1) Nous avons déjà parlé de cette branche dans le chapitre précédent, p. 19 et suivantes.

Tant en dessus qu'en dessous de la plaie, la branche s'est épaissie assez fortement, comme on le voit surtout dans la figure 4, Pl. I.

La blessure supérieure montre à peu près la même chose, sauf que le bois cicatriciel primaire y manque même à la lèvre supérieure. Il se pourrait que ce tissu eut été formé au début et qu'il fut recouvert ensuite par une couche de bois normal, mais la section transversale de la branche fait voir que ceci ne fut pas le cas. C'est ce qui amène à croire que le cambium en dessus de cette blessure, peu large, a pu être nourri de manière normale. Ceci s'accorderait avec ce qu'on observe en dessus de la blessure II. Le bois cicatriciel primaire y finit déjà à une certaine distance des deux côtés de la plaie; quand on enlèveroit la partie de milieu et qu'on ferait rapprocher ces deux côtés avec les dessins annexes, on obtiendrait tout à fait le même dessin que celui qu'on observe actuellement en dessus de la plaie supérieure.

Les jeunes radicelles, qui restent cependant toujours cachées dans les tissus de l'écorce, sont là pour prouver encore d'autre manière l'analogie entre ces deux blessures. La petite plaie I montre un nombre de ces radicelles situées en une rangée près du bord de la lèvre inférieure. La blessure II au contraire en montre deux groupes séparées, qui se trouvent tout près des bouts de la blessure, tandis qu'il n'y a aucune radicelle au milieu. La limite est formée ici par le bois cicatriciel primaire; la figure 4, Pl. I, le fait voir assez bien.

Nous nous bornerons ici à signaler ces faits, pour y revenir plus tard.

Passons maintenant à l'expérience avec la branche n°. 14, du *Sanchesia*, qui a duré le même temps et qui a été traitée de la même manière, sauf que la blessure inférieure était, relativement, un peu plus étendue, car elle embrassait trois quart de la branche.

Les différences principales entre cette branche et le n°. 13, sont d'abord que la croissance en épaisseur a été moindre chez le *Sanchesia*, ce qui se voit le mieux en comparant entre

elles les figures 3 et 4 de la planche I: la lèvre inférieure est assez épaissie dans l' *Acalypha* (fig. 4), tandis que dans le *Sanchesia* (fig. 3) aucun épaississement n'a eu lieu en cet endroit. Cette différence a bien aussi pour cause l'influence des blessures, s'étendant beaucoup moins largement dans le *Sanchesia*, comme la comparaison entre les deux figures 2 et 4, Pl. II, le fait voir. La crête à côté des blessures, quoique très saillante, est de largeur très limitée et elle s'étend un peu horizontalement en dessus des plaies (ce que je n'ai jamais vu chez aucun *Acalypha*); mais vers le haut le tout rentre bien vite dans le cadre ordinaire. Vers le bas les changements sont aussi moins prononcés, ce qui justement nous donnait l'occasion de parler plus haut (p. 20) des changements primaires qui y sont encore distincts. Une seconde différence entre les deux branches en question est l'absence de bois cicatriciel primaire en dessus de la grande plaie et ensuite la présence ici, n^0. 14, de toute une rangée de radicelles, à l'endroit juste où on aurait dû trouver ce tissu-là. Ceci, en combinaison avec ce que nous avons vu plus haut, pourrait mener à la conclusion, un peu prématurée comme nous le verrons plus tard, que la présence de ce tissu exclurait celle des radicelles.

En dessus de la petite plaie il y a aussi, comme dans la branche précédente, une rangée de radicelles, contribuant à former une lèvre toute aussi relevée que celle de la blessure inférieure, que montre la fig. 3, Pl. I; en dessous il y a les deux „éventails" qui se sont unis au milieu et c'est donc en cet endroit qu'un mince épaississement du bois a eu lieu.

Dans les deux blessures les changements visibles en bas sont plus étendus que ceux d'en haut, ce qui donne encore l'idée qu'il doit y règner une force qui est dirigée vers le bas.

Nous avons remarqué plus haut que les deux „éventails" se sont joints en dessous de la petite blessure, et qu'ils ne le sont pas encore sous la grande; dans les deux cas il reste une partie d'écorce entre le bord inférieur de la plaie et la limite supérieure des éventails. Le manque d'épaississement à ces endroits prouve que le cambium n'a pu se procurer la quantité de nourriture

nécessaire pour continuer son développement et que tout au plus il en a obtenu assez pour rester en vie.

Ces substances dérivent des tissus internes ou bien de ceux d'à côté. Ainsi quand la blessure qui détourne l'afflux d'aliments d'en haut devient plus large, il sera de plus en plus difficile pour le cambium de se procurer les aliments dont il a besoin pour vivre, de sorte qu'on peut s'attendre à voir parfois mourrir l'écorce en dessous d'un tel obstacle. Mes expériences ne m'en ont offert aucun exemple, mais il est très connu qu'on peut voir périr chez des arbres une partie de l'écorce, en forme de triangle, le sommet dirigé en bas, sous le point d'attache de grandes branches qui sont mortes depuis quelque temps. Ces branches mortes représentent aussi un obstacle, analogue à celui des blessures, mais beaucoup plus étendu et puisque c'est surtout de la largeur absolue que dépend la grandeur des difficultés à surmonter quant à l'alimentation du cambium, on comprend qu'il soit possible que celui-ci finisse par mourir aux endroits les moins accessibles.

Après les blessures rectangulaires superposées nous allons parler des branches trois à blessures, alternantes. Ces branches représentent ainsi un stade de développement ultérieur de celui de la branche 6 (à deux blessures) Pl. III, de laquelle nous avons parlé plus haut (p. 26).

Les branches en question portèrent les numeros 8 (fig. 1, 2, Pl. V), 17 (fig. 3 et 4, Pl. VI) et 19 (fig. 1, 2, Pl. VI); elles furent coupées 2 mois et demi (n°. 8 et 17), ou 2 mois et trois semaines (n°. 19) après le commencement de l'expérience (celle du n°. 6 avait duré justement la moitié de ce temps). Ces trois branches appartenaient à des plantes diverses. La première (n°. 8) ne se trouvait pas dans des conditions très favorables, à cause des arbres voisins qui l'ombrageaient. La troisième (n°. 19) était une branche pas très forte, appartenant à une plante peu robuste. La seconde (n°. 17) était assez robuste et c'est elle aussi qui crût le mieux. Les photographies montrent que le développement du bois chez toutes les trois a été néan-

moins assez fort et bien sûrement beaucoup plus fort, qu'on ne l'est accoutumé à voir, en si peu de temps, dans des pays à climat modéré.

Les portions de l'écorce entre les deux bouts d'une même blessure se trouvent toujours exactement en dessus du milieu de la blessure suivante. Cette disposition est cause que le courant trouve pendant sa course vers le bas, à chaque blessure deux chemins différents, mais qui sont également difficiles.

Ensuite ces blessures sont tellement rapprochées, que le courant, pour en contourner les angles, doit dévier de son cours vertical sur environ 32° (n°. 17), 48° (n°. 8) ou 55° (n°. 19), ce qui amène une difficulté supplémentaire, croissant avec le degré de déviation.

La figure 1, Pl. V, représente la branche n°. 8, vue des quatre côtés, à $1^2/_5$ fois grandeur naturelle; la figure 1, Pl. VI donne des vues analogues sur la branche n°. 19, mais en grandeur naturelle; les deux figures 3 (1) et 3 (3) font voir deux côtés opposés du n°. 17, à $^5/_7$ grandeur naturelle.

Pour donner une idée exacte des crêtes qui se sont formées sur le bois, j'ai ajouté des coupes à travers deux de ces branches, à la hauteur du milieu de chacune des blessures; celles de la branche 8 se trouvent sur la planche V, fig. 2, celles du n°. 19 sur la planche VI, fig. 2 (I, II, III).

Les trois branches se comportèrent non seulement toutes de la même manière, mais elles montrent en principe les mêmes phénomènes autour de chacune des blessures, que nous avons déjà rencontrés près de la blessure étendue (inférieure) de la branche n°. 13 (fig. 1, Pl. II), ce qui prouve la généralité des changements observés.

Ainsi les dessins schématiques de ces trois branches, qui se trouvent l'un à côté de l'autre sur la planche VII (fig. 5, 6, 7) le montrent, et les photographies l'affirment, qu'il y a en dessus de chaque blessure un ruban de bois cicatriciel primaire.

Il ne s'étend cependant pas jusqu'aux angles des plaies, mais va finir à quelque distance de là, pour laisser de la place aux grands courants venant d'en haut, qui se sont tous plus ou moins recourbés en dessus des angles des blessures. Entre

ces deux courants, en dessus du bois cicatriciel primaire, le bois n'a pas changé de structure.

S'il y a donc aux endroits indiqués toujours du bois cicatriciel primaire, il n'y en a cependant pas à chaque blessure en quantité égale, car dans une même branche la bandelette y diminue en largeur de haut en bas, à ce point même qu'on n'en trouve p. e. qu'une trace peu évidente en dessus de la blessure inférieure du n°. 19 (aussi ce tissu n'est même pas indiqué dans le dessin schématique, fig. 7).

En bas de chaque blessure il y a aussi de ce tissu mais toujours comme un ruban sensiblement moins large qu'en dessus; sur la branche 17 il a même disparu complètement en ces endroits; seul en dessous de la blessure inférieure, où il n'y a presque pas eu d'épaississement, on en rencontre encore des traces (fig. 3 (3), Pl. VI).

L'accroissement du bois à tout point prouve que le courant de substances nourricières a fini par se frayer un chemin à travers les obstacles.

Ce courant a sans doute occupé d'abord toute la largeur de la bandelette intacte de l'écorce entre les deux bouts de chaque blessure, pour ne se diviser qu'en bas. Mais peu à peu ces deux courants, presqu'égaux en force à cause de l'égalité des difficultés à vaincre, sont allés se séparer même dans ces bandelettes pour n'en occuper que les bords. Ceci amène la formation de deux crêtes séparées, qui se distinguent en dessus de la blessure supérieure déjà à une distance assez grande. On les aperçoit p. e. dans les figures 1, Pl. V et 1, Pl. VI, tandis que la coupe transversale de la branche n°. 19, à 4 centimètres en dessus de la blessure I (fig. 2 *A*, Pl. VI), les montre également.

Comme les figures schématiques citées le font voir, les deux courants venant d'en haut confluent dans la branche 19 à une distance de 4 centimètres environ en dessus de la première blessure; dans le n°. 17 cette confluence a lieu seulement à la hauteur même de cette plaie, évidemment à cause de la largeur plus grande de la bandelette d'écorce; peu après dans toutes les deux une nouvelle séparation a lieu.

Dans la branche n⁰. 8, qui était dans des conditions pas trop favorables et dans laquelle la bandelette d'écorce était aussi large que le n⁰. 17, la séparation a déjà eu lieu beaucoup plus haut, c'est à dire à 4 centimètres environ de la plaie supérieure. Plus bas, entre les bouts des blessures, les saillies se sont accentuées et les coupes I, II, III de la figure 2, Pl. V (pour la branche 8) et de la figure 2, Pl. VI (pour la branche 19), donnent une idée très exacte des deux „courants principaux" qui se sont séparés et qui poursuivent chacun leur chemin.

Cette séparation est due à un principe général, selon lequel le courant s'efforce toujours de prendre le chemin le plus court entre les points donnés. Ceci est vrai même à un tel degré, que lorsque le chemin le plus court possible n'est pas practicable, les courants tendent par la suite à en créer un qui répond mieux à cette exigence.

Ainsi voit-on les blessures, rectangulaires au début, arrondir peu à peu leurs angles en même temps qu'elles vont se fermer en commençant par les bouts (dans les dessins schématiques ceci est indiqué par les lignes pointillées qui passent à travers le champ de la plaie).

Par ces deux procédés le chemin entre deux blessures consécutives devient beaucoup moins raide; ainsi dans le cas de la branche 19 le dessin montre que l'angle de 55°, que faisait au commencement le chemin avec la verticale a déjà diminué jusqu'à 45 degrés environ. Que c'est bien toujours le tissu le plus récent qui prend le chemin le plus court, se voit d'abord parceque c'est justement le point le plus relevé qui suit ce chemin et encore peut on le déduire du fait que le bois, constituant la sommité de la crête, est toujours celui qui a la plus d'analogie avec le bois normal, c'est à dire celui qui montre des rayons médullaires les moins larges et les plus hauts.

Le développement des saillies du bois à la hauteur des blessures successives, prouve encore que le courant doit venir d'en haut. Ainsi dans la branche 8 (fig. 2, Pl. V) les crêtes sont d'abord (fig. I) très développées, surtout parcequ'elles sont séparées par un affaissement assez profond; à la hauteur de

la seconde blessure (II) elles sont un peu moins saillantes, quoique l'affaissement soit tout aussi distinct, mais plus loin (III) les crêtes sont beaucoup moins caractéristiques, aussi parcequ'elles ne sont pas séparées par un enfoncement. Dans la branche 19 il n'y a d'affaissement qu'à la hauteur de la blessure supérieure, comme on le voit dans les trois coupes (I, II, et III) de la figure 2, Pl. VI.

Les différences observées entre ces blessures successives montrent que les obstacles ont fait subir un rallentissement considérerable au courant nourricier.

Nous disions plus haut que les deux courants qui poursuivent dans les branches citées leur chemin séparément, se touchent à peine à la hauteur l'étroite entre les bouts d'une blessure. Parfois cependant ce contact est un peu plus intime, mais ceci a lieu seulement quand un des deux courants est sensiblement plus fort que l'autre. Il paraît que dans ce cas le courant le plus fort est peu capable de transporter à la longue cette quantité extraordinaire de nourriture, et que par cette raison il tâche d'en transférer le surplus au plus faible. C'est le cours des éléments qui a trahi ce fait, comme le montre la branche 8 entre les blessures I et II (fig. 1 (3), Pl. V), où l'on voit une partie des éléments du courant, qui descendent à droite, passer vers celui de gauche. Par ce manège le but a été atteint, ce qui est démontré par les coupes successives de la figure 2, Pl. V: la différence entre les deux saillies *a* et *b*, très grande dans la coupe I, est moindre dans la suivante, parceque *a* est devenu sensiblement plus faible tandis que *b* a même augmenté un peu. La branche 17 fait voir un fait analogue, qu'on remarque à la hauteur de la plaie I (fig. 6, Pl. VII), mais ici il est beaucoup moins évident de sorte qu'il n'est pas visible sur la figure 3 (1), Pl. VI.

En tout cas, l'égalisation des deux courants y a été obtenu aussi, comme le montre la figure 4 (Pl. VI) représentant la coupe entre les blessures I et II. Le bois neuf ayant une couleur bien moins foncée que celui formé avant la blessure, la limite entre les deux, indiquée dans la figure par la ligne

pointillée, était très évidente. On voit que les couches des deux côtés sont presque égales en hauteur; la ligne dentelée en bas provient de la surface inégale du bois cicatriciel primaire.

Il n'y a évidemment que des influences purement locales qui puissent amener une telle égalisation entre les courants voisins.

Les crêtes, qui montrent le dessin du bois normal ou presque normal, suivent le chemin le plus direct, practicable pour le moment. Ce chemin est nécessairement fort sinueux, de sorte que les deux courants laissent entre eux et les blessures des triangles inoccupés, en dessus autant qu'en dessous de celles-ci; les figures schématiques donnent une idée de la distribution de ces triangles.

Le dessin que montrent les triangles en dessus de la blessure supérieure comme ceux en dessous de l'inférieure ne consiste qu'en un ruban de bois cicatriciel primaire (*2*) qui s'unit directement au bois normal; souvent il n'est pas du tout épaissi en ces endroits. Les autres triangles, tous épaissis, font voir le dessin d'un champ de combinaisons, dans lequel les lignes verticales prédominent (stade primaire, *3*) ou non (stade ultérieur, *3'*). Parfois y a-t-il encore un petit triangle de bois normal, épaissi ou non, au milieu.

Avant de finir la description de ces expériences il faut encore parler des radicelles.

Quand on compare sous ce point de vue les trois branches (et surtout les figures 5, 6 et 7 de la planche VII) on est frappé d'abord par le fait que le n°. 17 en fait voir beaucoup en comparaison avec les n°. 8 et 19. Cette grande différence est due sans doute à ce que ces branches proviennent non seulement de différentes plantes, mais même de variétés diverses; par exemple le n°. 17 appartient à une variété ordinaire à feuilles vertes, tandis que le n°. 19 est une variété à feuilles rougeâtres. Nous verrons que c'est bien à cette cause qu'il faut attribuer la différence quand nous parlerons de la branche 18; dans celle-ci aussi un grand nombre de radicelles s'est dévéloppé, comme le montre la figure 4, Pl. VII, mais aussi les branches 17 et 18 avaient été coupées de la même plante. Ces

radicelles sont visibles très distinctement dans les photographies 3 (Pl. VI) et 2 (Pl. VII).

Le deuxième fait à relever est d'abord qu'on ne trouve nulle part (même pas dans les branches 17 et 18) des radicelles en dessous des blessures, et puis que même en dessus elles font voir une localisation toute spéciale. Les endroits préférés paraîssent être ceux qui montrent le dessin *3* ou *3'*, situés toujours tout près du bord du courant *4*. Ainsi les radicelles ne se développent ordinairement pas au milieu des courants forts, ni au bord superieur des blessures, où il y a aussi abondance de nourriture. Il paraît donc qu'elles ne préfèrent pas les endroits les mieux nourris et qu'elles aiment plutôt ceux qui le sont moins, c'est à dire ceux par lesquels passe un courant affaibli. Seul dans les branches 17 et 18 le grand nombre des radicelles (placées presque toutes en groupes verticaux) gâtent un peu le tableau.

Il y a cependant deux cas qui semblent faire exception à cette règle. Le premier serait celui de la petite blessure de la branche 13, citée plus-haut (p. 37), où il y a toute une rangée de radicelles au bord supérieur de la blessure. Mais ce cas-ci rentre aussi dans le cadre commun quand on remarque que le peu d'étendue de la blessure est la cause pourquoi le triangle en dessus de la plaie porte en entier le dessin d'un champ de combinaison, *3*.

Le second cas se rapporte à la branche 3, à lésion annulaire complète, chez laquelle les radicelles se présentent toutes dans la partie supérieure du ruban de bois cicatriciel primaire, en haut de la blessure (fig. 4, 5, 6, Pl. VIII). Dans ces circonstances la branche n'a pas eu d'occasion de développer un courant fort ou des champs de combinaisons, de sorte que ce cas ne peut parler ni pour ni contre la règle énoncée; le fait qu'aucune des radicelles ne se montre à l'extrême bord de la blessure, où l'accumulation de nourriture doit être le plus grand, pourrait même parler en faveur d'elle.

Dans les trois branches dont il y a été question jusqu'ici,

les lésions étaient disposées de manière à permettre au courant de choisir deux chemins divers mais également difficiles, pour atteindre la base de la branche. Dans le but d'agrandir encore ces difficultés dans d'autres expériences, je conservai les trois blessures alternantes, mais, pour ne laisser au courant qu'une seule issue, les deux supérieures furent reliées par une lésion verticale, telle que les figures schématiques (4, Pl. IV; 4, Pl. VII) le font voir. Le courant ne trouvant ainsi qu'une seule voie libre, recontrera aussi à cause de sa force double des obstacles de grandeur relative double

Pour obtenir deux stades de développement successifs du courant, l'une des branches, le n°. 7, fut coupée 1 mois et un quart et l'autre, le n°. 18, le temps double, soit 2 mois et demi après le commencement de l'expérience. Chez la première la blessure inférieure fut faite cependant 2 semaines après les supérieures, de sorte que l'expérience dura ensuite encore 3 semaines. La plante était en bonne condition et la longue branche se développait assez fortement.

La durée de l'expérience de cinq semaines n'était pas suffisante pour faire sortir la branche du stade des changements préliminaires et c'est à cause de cela que nous en avons déjà parlé plus haut (pag. 28 et suivantes). Nous avons dirigé alors spécialement l'attention sur le bois cicatriciel primaire extrèmement fort et sur ce qu'il ne s'était pas encore développé un courant de communication entre le sommet et la base de la branc he, laquelle était donc encore entièrement interrompue.

Ici il faut encore parler de deux autres particularités, indiquées nettement dans le dessin schématique (fig. 4, Pl. IV). Le premier, visible aussi dans la figure 2 (1), Pl. IV, se rapporte au bois cicatriciel primaire et spécialement à la ligne de démarcation entre ce tissu (*2*) et le tissu normal (*1*).

Cette ligne se trouve pour la plus grande partie sur une distance relativement grande (15 à 20 millimètres) en dessus de la blessure I et elle lui est tant soit peu parallèle; seul à l'endroit du ruban d'écorce qui restait, elle montre un

enfoncement très prononcé, beaucoup plus profond à droite qu'à gauche. L'enfoncement à gauche s'est produite sans doute parceque les substances y sont arrêtées seulement plus bas, par la blessure II, mais la ligne inclinée à droite suit évidemment le chemin du courant qui s'est efforcé de rétablir la communication rompue.

Le bourrelet très développé, présent à la lèvre supérieure de la blessure II en dessous de l'espace libre entre les bouts de la blessure I (fig. 1 (1), Pl. IV), est dû à l'arrêt complet que le courant y a subi, tandis que la diminution graduelle de ce bourrelet vers la droite (fig. 1 (2) et 2 (2), en dessous de la blessure I), prouve l'existence du courant en voie de développement. Ceci correspond ainsi nettement avec le cours de la limite du bois cicatriciel primaire.

Il paraît donc que le développement de ce tissu dépend en grande partie de l'arrêt des substances, c'est à dire que sa largeur sera à tout point d'autant plus grande que l'arrêt a été plus complet.

Dans les autres branches nous avons déjà remarqué que le bois cicatriciel primaire ne se développe qu'au milieu de chaque blessure incomplète et non à ses bouts, à côté desquels passent les courants; les figures schématiques citées le montrent distinctement. C'est évidemment la même règle qui détermine aussi ces dispositions-ci.

Il ne me reste ensuite qu'à dire quelques mots sur les radicelles en train de se développer sur cette branche; on les aperçoit déjà sur l'écorce comme des petits mamelons dans la figure 1, Pl. IV. Il y en a quelques unes au milieu du bois cicatriciel primaire (fig. 4, même planche) mais toujours, comme dans la branche 3 (p. 45), à quelque distance de la blessure. Seul aux coins, et surtout à celui le long duquel doit passer le courant définitif encore en voie de développement, il y en a tout près de la lèvre supérieure de la blessure. Ceci serait donc une confirmation de la règle, énoncée peu avant, confirmation pas trop forte cependant à cause de la courte durée de l'expérience.

Parlons maintenant de la seconde expérience, le n°. 18 (fig. 1, 2, 3, 4, Pl. VII); elle a duré le double de temps que la précédente et la branche se trouvait encore en de meilleures conditions, de sorte que son développement est bien plus avancé.

Les bourrelets forts en sont une première preuve. Ceux-ci montrent très bien les deux couches séparées: l'extérieure, la moins forte, est l'ensemble des couches corticales externes, au bord subérifié, qui n'avaient subi aucun épaississement, l'autre, intérieure, plus volumineuse, est celle formée par le développement du callus; on les aperçoit dans la partie supérieure de la figure 1, portant encore l'écorce, qui avait été éloignée à la partie inférieure.

Le bois cicatriciel primaire est assez développé, de sorte qu'il forme un ruban, large de 7 millimètres environ en dessus de la blessure supérieure I, ainsi qu'en dessus de cette partie de II qui pouvait obtenir les substances nourricières directement d'en haut (fig. 4); dans cette dernière le ruban diminue graduellement en hauteur vers la droite, de sorte qu'il ne s'avance pas jusqu'à l'autre bout de cette blessure. On n'en voit pas ailleurs, sauf qu'il y a une bandelette très mince en dessous des lésions II et III; surtout à la dernière elle est nettement visible dans les figures 2 (1) et (3), Pl. VII.

La disposition des blessures ne permettant que le développement d'un seul courant, celui-ci est devenu d'autant plus fort et l'épaississement local du bois en donne la meilleure idée. On le voit très bien dans les figures 2 (2) et (1), comme dans la coupe I (fig. 3). Après une forte courbure, qui amène le courant dans une position presque horizontale, il s'épand également sur la partie située entre les deux bouts de la blessure II (fig. 3, II), pour se diviser ensuite en branches égales, 4*a* en 4*b*, sur les deux chemins qui alors lui sont ouverts, afin de contourner les bouts de la blessure III. Même à ce point le courant est encore assez fort, comme l'épaississement du bois (fig. 3, III) le fait voir. En dessous de III, les deux courants reprennent leurs cours longitudinal et ils se répandent bientôt après sur environ deux tiers de la circonférence.

Tout ceci a rapport au tissu *4*, indiquant le chemin du courant fort; il y a en outre les champs de combinaisons qui se trouvent, ici comme ailleurs, à la convexité des fortes courbures.

Quant aux radicelles, il faut rappeler que cette branche en développe beaucoup plus que d'ordinaire (pag. 44); il y en a jusqu'à une distance de 6 centimètres en dessus de la blessure I (fig. 4). Cependant voit-on la plupart d'entre elles, comme dans les cas précédents, montrer une prédilection nette pour le voisinage du tissu *3*, ou bien, ce qui revient presque au même, pour les abords des courants. On le remarque p. e. en dessus de la blessure I, où elles sont si nombreuses, mais encore aux trois autres (en dessus des plaies II et III) qui, elles aussi, se trouvent exactement aux endroits analogues; ces trois radicelles (indiquées sur la figure 4) sont aussi visibles, comme de petits enfoncements, sur la fig. 2 (2).

Afin de varier mes expériences autant que possible, j'en ai aussi préparé une à blessure en forme de spirale, comme elle a été déjà faites maintes fois, d'après l'exemple de Malpighi. La spirale, faisant 5 tours, avait une largeur de 10 à 12 millimètres, tandis que le ruban d'écorce qui restait entre les spirales était large de 19 à 20 millimètres environ, les deux mesurées en sens longitudinal (voir les figures 1 et 2, Pl. VIII). Le chemin du courant était ainsi devenu deux fois plus long, tandis que sa largeur était presque six fois moins grande (c'est à dire la largeur du courant principal mesurait environ la sixième partie de la circonférence du bois), de sorte que la blessure avait rendu le chemin bien douze fois plus difficile.

L'expérience dura 5 mois et demi; quoique la branche, à cause de circonstances inconnues, ne se soit pas trop bien développée, elle a donné cependant des résultats suffisants.

L'expérience finie, la surface du bois montre des dessins tout à fait analogues à ceux que les branches précédentes faisaient voir, mais leur disposition est tout autre.

Au commencement il y a du bois cicatriciel primaire à la lèvre supérieure de toute la blessure, quoiqu'il soit le plus développé

en dessus de la première spirale, parceque en cet endroit seul les aliments peuvent arriver d'en haut sans encombre; (il est vrai qu'on n'en voit que des traces dans les figures citées, mais c'est la préparation qui en est la cause). Il y en a ensuite aussi en dessus du premier demi tour suivant, fig. 1 (1) et 2 (1); mais le long de tout le reste de la blessure il est recouvert après par les tissus ultérieurs. A la lèvre inférieure il y en a partout, quoique moins; il y manque seul en dessus de II dans les figures citées.

Le courant qui va descendre commence à se montrer au bord latéral de la blessure, le long duquel une crête relativement forte s'est développée. Sur une base de 2.3 millimètres de large la crête à une hauteur de 1.7 millimètres; la surface est formée par du bois d'aspect normal, à rayons médullaires longs et étroits, ce qui prouve, comme nous avons vu, que grâce à la nutrition intensive le stade anatomique définitif a été atteint. Vers le haut on y voit attaché un plumet ou „éventail"; auprès des blessures rectangulaires le bord d'un tel éventail se recourbe un peu en dessus de la plaie, ne faisant ordinairement qu'un angle de 45 degrés environ avec la verticale; ici au contraire ce bord est presque horizontal (fig. 3, Pl. VIII). Nous avons déjà dit plus haut (p. 12) que la direction oblique descendante de la force résultante, exercée par le champ de cambium en dessus de la blessure, doit en être la cause.

Quand on fait exception de la première des spirales, les autres montrent en principe le même type de distribution des divers tissus successifs; elle est la plus distincte en dessous de la spirale II de la figure 2 (2). On y remarque d'abord, en commençant par en haut, une mince couche de bois cicatriciel primaire, ensuite le bois normal non-épaissi, qui n'a donc pas subi de changements; après vient un champ de combinaisons, plus ou moins large, ne causant qu'une faible croissance en épaisseur du bois et enfin le courant définitif, qui s'est développé seulement comme un ruban de 6 millimètres environ de large, sur les 18 a 20 millimètres qui étaient à sa disposition. La crête, fortement développée, montre un sommet arrondi; elle est devenu ainsi peu

à peu plus étroit, ce qui prouve que le courant a la tendance de rétrécir son chemin continuellement. Au dernier tour la crête a une hauteur de 2 millimètres.

La seule différence qui existe entre les quatre dernières spirales est justement celle du ruban occupé par le champ de combinaisons et par le courant définitif: ce ruban devient de moins en moins large, de sorte que l'espace du bois non changé va dominer de plus en plus. Cette différence est très distincte quand on compare le dessin en dessous de la spirale II, fig. 2 (2), avec celui en dessous de IV, dans les figures 1 (2) et (3).

La transition aurait été sans doute encore plus régulière, s'il n'y avait eu de disturbation sur deux points, causée par l'attachement de deux petites branches latérales. Elles font naître chacune tout autour du point de leur implantation un champ de combinaisons, qui va s'unir avec le champ déja présent. L'une d'elles, visible en dessous de la spirale III dans la figure 1 (3), a cependant peu d'effet, le lieu d'implantation étant situé au milieu du champ de combinaisons de la spirale même, tandis que l'autre, se trouve tout près de la lèvre supérieure (en dessous la spirale III, fig. 1 (2) et 2 (1)). La créte fait voir partout la structure presque normale [1]) et la direction des éléments suit rigoureusement celle de la crête même.

Nous avons dit plus haut que ce „courant principal" tirait son origine de, et se développait sur, un „champ de combinaisons"; en étudiant la structure du bois à diverses profondeurs, il faudra donc la voir changer peu à peu dans les couches successives.

Afin de controler ce point, d'assez grande importance pour le sujet de cette étude, j'ai fait une série de coupes tangentielles à travers une petite portion de la crête; c'est de la partie qui manque dans la figure 1 (2), en dessus de la spirale IV.

---

1) Dans le bois normal les rayons médullaires, vues sur coupe tangentielle, ont des dimensions très différentes: les plus petits ont une hauteur de 4 à 7 cellules, les plus grandes de 30 à 50 cellules; leur largeur est toujours de 1 à 3 cellules, mais jamais plus. A la surface de la crête en question les rayons les plus grands ne comptent en hauteur que 12 à 16 cellules sur 6 à 8 de large.

Des 36 coupes successives les trois premières, externes, montraient une striation rectilignique, parallèle à la direction de la crête et aussi à la spirale même. Dans la quatrième une légère ondulation dans certaines lignes apparût, dans la septième il y a déjà des parties qui font un angle de 45 degrés avec la verticale, tandis que l'ondulation des autres s'accentue. Après il se montrent même des lignes verticales, ce qui amène une ondulation beaucoup plus forte. Encore plus loin la forte ondulation s'étend de plus en plus vers le haut, ce qui s'explique parceque là se trouve le point de transition entre la crête et le champ de combinaisons, encore visible sur la surface de la branche.

D'après ces observations il n'y a plus de doute que c'est effectivement sur un champ de combinaisons que s'est développé la crête; et, ce qui est vrai dans ce cas-ci, le sera sans aucune doute aussi dans les autres cas mentionnés où les courants subissent une déviation de leur course originaire. Ce changement de position ne s'effectue donc pas peu à peu jusqu'à ce que la direction voulue soit atteinte, mais des correspondances latérales se présentent tout de suite et ce n'est qu'après que le parcours, très indirect jusqu'à ce moment, va s'améliorer dans les couches suivantes, par la formation de courants directs c'est à dire de plus en plus droits.

Maintenant il nous reste encore à parler de ce qui s'observe en dessous de la spirale I. En peu de mots on pourrait dire qu'on y rencontre les mêmes tissus divers déjà cités et dans la même succession, mais qu'ils se suivent en sens inverse pendant la première partie de la spirale, fig. 1 (1) et 2 (1), et qu'ils prennent leur position ordinaire pendant la seconde.

Ainsi la crête, qui descend le long du côté vertical au commencement de la lésion, ne procède pas tout de suite jusqu'au bord supérieur de la spirale II, mais, en contournant l'angle obtus de cette blessure, elle va suivre de tout près le bord inférieur de la spirale I. Elle ne va le laisser qu'après un demi-tour pour arriver en bas après un autre demi-tour: on remarquera p. e. dans la figure 2 (2) que le bois entre les

spirales I et II s'est épaissi en haut à la gauche de la figure, et en bas à la droite.

Le champ de combinaisons et le bois cicatriciel primaire en dessous de la crête sont très nettement visibles dans les figures 1 (1) et 2 (1) en dessous de I; au contraire voit-on les mêmes tissus en dessus de la crête tout de suite après, en dessous de II, dans les mêmes figures.

Il va sans dire qu'il doit y avoir une raison spéciale pour la conduite inusitée de la crête pendant le premier tour. Pour la rechercher représentons-nous ce qui a dû se passer dans les premières semaines après la lésion.

Comme dans les autres cas, décrits auparavant, le courant qui côtoie le bord vertical de la blessure (à son commencement) a dû développer un champ de combinaisons tant en haut qu'en bas de la plaie; le premier est encore entièrement visible (surtout dans la figure 3) tandis qu'on voit les restes du second en dessous de la crête dans les figures 1 (1) et 2 (1) citées plus haut, et dans le même but. Mais puisque nous avons appris que la crête se développe toujours sur un tel champ, nous avons droit de supposer que le champ en question s'étendait jadis jusqu'en haut et qu'il touchait le bord inférieur de la blessure.

Pour tel champ de combinaisons cette position n'est cependant pas commune non plus, puisqu'il se développe ordinairement vers le bas et sans entrer en contact avec la lèvre inférieure de la blessure, comme nous en avons vu des exemples e. a. dans les figures 1—4, Pl. I.

La conduite extraordinaire s'explique cependant par les circonstances tout autres: dans ces derniers cas, ayant rapport à des blessures (simples) rectangulaires, la force spéciale faisait avec l'attraction du cambium un angle droit, dans le cas présent l'angle n'en est environ que la moitié. Ceci fait que la résultante entre les deux forces fera, dans le cas de la blessure en spirale, un angle beaucoup plus petit avec le bord inférieur de la blessure que dans les autres cas cités, et qu'elle s'écartera ainsi moins vite de la limite de la lésion. Mais cette circonstance est justement

la plus favorable pour l'attraction, qu'exerce le tissu blessé sur le courant, comme nous en avons vu un exemple dans le cas de la branche 2 (fig. 5, Pl. I), et c'est ce qui fait dévier la résultante encore plus vers la plaie, de sorte que le courant, comme la crête ensuite, en va suivre entièrement le cours.

Si c'est ainsi l'attraction du tissu blessé qui est surtout la cause de la position inusitée de la crête, on pourrait demander pourquoi elle ne reste pas continuellement en contact avec ce bord inférieur de la blessure et pourquoi elle va changer son cours, bientôt après, pour gagner le bord opposé?

Ce changement ne peut être attribué, à ce qu'il me paraît, qu'à l'action de la „force spéciale" qui, s'efforçant à chaque point d'amener les substances vers le bas, affaiblit continuellement le courant, en train de se développer le long du bord inférieur de la blessure, de sorte qu'enfin le courant en entier va obéir à cette force et commence à s'éloigner de la blessure. Une fois en dehors de l'attraction des tissus blessés, qui, comme nous l'avons vu auparavant (p. 14), ne se fait sentir que sur une distance asser limitée, le courant peut descendre très vite, et aussi voit-on qu'alors la descente s'effectue pendant moins d'un demi-tour (fig. 2 (2) entre I et II).

Le champ de combinaisons en dessous de la crête, extrèmement large pendant le premier tour, démontre jusqu'à certain point qu'il y a partout des substances en train de descendre de laquelle seul la force „spéciale" peut être cause.

Le courant principal, étant descendu après le premier tour, a laissé cependant en arrière encore un reste qui tâche de se maintenir sa place en haut; mais bientôt ce reste va descendre aussi par le moyen du champ de combinaisons, qu'on aperçoit au dessus de la crête, qui s'étend d'abord jusqu'à la lèvre supérieure de l'écorce; ce champ est visible en dessous de la spirale II dans les figures 1 (1) et 2 (1); il disparaît bien vite après, comme le montre la figure 2 (2).

Cependant le courant définitif va s'élargir ensuite de nouveau (fig. 2 (1) en dessous de la spirale III) en un autre champ de combinaisons, consistant principalement en lignes verticales;

il le relie à la lèvre inférieure (de la blessure), qui, elle aussi est plus épaisse qu'à côté.

La petite branche latérale, de laquelle on voit encore l'endroit d'attachement, en sera sans doute la cause. Elle aussi amène des substances par moyen des courants courbés visibles dans les figures 1 (2) et 2 (1), ce qui cause un encombrement local dans le chemin, pas trop large, du courant principal. Cependant tout va rentrer bientôt dans le cours ordinaire car un quart de tour après on n'aperçoit plus rien de la disturbation. La seconde branche (fig. 1 (3) en dessous de III) fait naître un nouvel élargissement, assez faible, qui disparaît tout de suite après.

A la fin du dernier tour il n'y a rien de nouveau à voir. La crête qui suit toute la spirale, descend enfin le long du bout vertical de la blessure pour s'ouvrir ensuite en formant un plumet qui s'étend en dessous de la plaie, comme à l'ordinaire. Il est seul à remarquer que la limite supérieure de ce plumet a une pente moins forte que sous les blessures rectangulaires, ce qui est bien dû encore, comme dans le plumet au commencement de la spirale, à ce que le composant, dérivant de l'action du cambium, a ici une direction ascendante, parallèle au bord inférieur de la blessure, de sorte que la résultante doit avoir ici une position moins inclinée.

Puisque les substances peuvent ainsi descendre tout d'un trait le long de la spirale, l'occasion favorable pour le développement de radicelles manque partout. Cependant y en a-t-il quelques unes, c'est à dire deux en dessous de la première petite branche latérale (fig. 1 (2) en dessous de III) et une seule un tiers de tour après (fig. 1 (1) en dessus de V). D'après ce que nous avons dit auparavant (p. 45) par rapport aux endroits préférés par les radicelles, il me paraît probable que les trois ici présentes, ou en tout cas les deux premières, doivent leur origine à l'encombrement et à l'augmentation en largeur du courant, qui ont dû amener un affaiblissement local du mouvement.

III. Renversement de la direction du courant normal.

La question de savoir si on pourrait cultiver des plantes en position renversée date de très longtemps.

Vöchting [1]) a donné un aperçu de bien toutes les expériences publées, en commençant par celles de Théophraste. Le résultat de ces recherches et de ses propres, et nombreuses expériences a été, conformément à ce que déjà Duhamel du monceau en a dit, que ce n'est que dans des cas extrêmement rares qu'on voit les boutures renversées se développer, qu'elles croissent alors très chétivement dans les premières années, de sorte qu'elles sont fort en arrière en comparaison des boutures cultivées en position normale, mais que, à la longue, ces différences disparaîssent, quoique seulement dans le cours de plusieurs années.

Il dit encore [2]) „.... ainsi on aperçoit qu'il se fait dans ces boutures de furieuses révolutions; le crochet que font les tiges, la faiblesse de leurs productions en sont des preuves sensibles".

La conclusion en est donc que l'expérience peut réussir, mais seulement dans des conditions favorables, à cause des obstacles sérieux qu'il y a à surmonter.

Etant convaincu que le „suc descendant" (pour employer encore ce terme vieilli) ou la „force spéciale" était la cause principale de ces obstacles, je résolus d'entamer la question d'une autre manière, et d'employer un système de blessures de l'écorce tel que le courant, descendant d'ordinaire, devrait remonter sur une partie plus ou moins longue de son trajet pour gagner la base de la branche. Cette manière offrirait l'avantage de pouvoir diminuer à volonté la grandeur des obstacles en réduisant la longueur de cette partie.

Trois expériences ont été préparées ainsi; la première (branche n⁰. 1) avec un système de blessures obliques, et les deux

---

1) Ueber Organbildung im Pflanzenreich, I, 1878, p. 198 et suivantes; Ueber Regeneration und Polarität bei höhern Pflanzen; Botanische Zeitung, 1906, Heft VI—VIII.

2) La physique des arbres, 1758, 2me Partie, p. 116.

autres (n°. 4 et 9) par moyen d'une combinaison de blessures longitudinales et transversales.

Pour la première (n°. 1) j'employai une bouture normale, plantée cinq mois auparavant; dans ce temps elle s'était développée à une hauteur de 3 mètres. Les blessures furent faites à un demi mètre du sol, en dessous de toutes les branches; la tige avait en cet endroit une épaisseur de 23 millimètres.

La disposition des blessures se voit le mieux dans la figure schématique (fig. 4 Pl. IX), faite à moitié grandeur nature: deux blessures, de 110 millimètres de long sur 1 et demi de large, s'écartèrent d'un seul point vers le bas, de manière que leurs bouts inférieurs fussent éloignés l'un de l'autre de 25 millimètres, c'est à dire de deux cinquièmes de la circonférence du bois (épais de presque 20 millimètres). Les deux blessures interceptèrent ainsi les trois cinquièmes du courant descendant.

A une distance de 19 millimètres en dessous de ces blessures, une lésion transversale était faite, justement en dessous de la portion intacte de l'écorce; elle la dépassait des deux côtés, de sorte que leurs bouts étaient distants de 21 millimètres, soit environ un tiers de la circonférence. Sur ces deux bouts finissait une autre paire de blessures obliques, venant d'en haut, longues de 75 millimètres et autant que possible parallèles aux autres; elles convergeaient ainsi vers le haut et laissaient ouvert à leur bout un chemin de seulement 8 millimètres de large.

De cette manière trois cinquièmes du courant descendant furent arrêtées par la première paire de blessures obliques et le reste par la lésion transversale. Pour atteindre la base de la tige ce courant devrait d'abord remonter par les deux passages entre les blessures obliques (larges de 6 et demi à 7 et demi millimètres et longues de 54) et ensuite contourner les deux bouts des blessures obliques inférieures.

La plante entière, croissant assez fortement, n'eût ainsi à vaincre les obstacles du chemin renversé que sur 54 millimètres seulement. L'expérience dura cinq semaines.

Dans les deux autres expériences (voir les deux figures sché-

matiques, fig. 3, Pl. X, et fig. 4, Pl. XI) deux blessures transversales, chacune d'une longueur d'environ deux tiers de la circonférence, étaient faites à une distance assez grande l'une de l'autre; deux des bouts furent reliés par une blessure verticale (I) et deux autres lésions partaient des deux autres bouts, l'une descendante (II), l'autre remontante (III), telles qu'elles se dépassaient sur une certaine distance. De cette manière le courant descendant ne trouvait qu'une seule issue, au lieu de de deux dans l'expérience précédente, et devrait remonter pour cela entre les blessures II et III, pour contourner ensuite le bout de III, afin de gagner la base de la tige.

Dans l'expérience 4 le chemin ascendant a une largeur de 10 millimètres et demi (environ une cinquième de la circonférence entière) sur une longueur de 25 millimètres. Dans le n°. 9 la largeur est de 13 millimètres (ou d'un peu moins d'un tiers de la circonférence) sur une longueur de 44 millimètres. Pour rallentir encore plus le courant descendant une autre blessure transversale fût faite à la branche n°. 9 en dessous des autres lésions; c'était une blessure circulaire incomplète embrassant trois quarts de la circonférence et alternant avec l'inférieure des deux lésions transversales; elle fut faite 9 jours après les autres.

Pour l'expérience n°. 4 j'employai une bouture, comme celle qui avait servi pour le n°. 1, mais un peu moins forte, quoique la plante avait aussi une hauteur d'environ 3 mètres. La durée fut de 5 semaines, comme celle du n°. 1 alors; dans ces deux expériences nous ne pouvons donc nous attendre qu'à rencontrer des changements primaires; pour cette raison aussi nous avons déjà parlé du n°. 1 dans le chapitre précédent (p. 24) en parlant de l'influence des blessures obliques.

Pour l'expérience n°. 9, qui dura beaucoup plus longtemps, c'est à dire 5 mois et demi, j'employais la branche d'un arbrisseau croîssant en pleine terre; elle n'était pas très forte et ne mesurait que 18 millimètres en épaisseur, mais son développement ne laissa rien à désirer.

Nous allons commencer par donner une description un peu

détaillée de chacune de ces expériences, et nous parlerons d'abord de la branche n°. 1.

Les bords des blessures montraient, comme on pouvait s'y attendre, chacun pour soi ce que l'on observe ordinairement en tels endroits: la lésion transversale était bordée par en haut d'un ruban de bois cicatriciel primaire bien développé (la fig. 2, Pl. IX, en montre une partie) tandis qu'en bas il n'y en avait que très peu. Les quatre blessures obliques, étant toutes qualitativement dans les mêmes conditions, parcequ'elles interceptaient toutes des courants venant d'en haut, faisaient aussi voir la même chose: en dessus un ruban pas très large, longeant toute la blessure, montrait le dessin du champ de combinaisons et au bord même un épaississement ou crête, pour la plupart assez distincte, quoique pas très forte (fig. 1, Pl. IX). En dessous de ces plaies presque aucun changement ne se montrait.

Dans la partie gauche de ce système de blessures ces phénomènes sont un peu plus accentués qu'à la droite, ce qui est dû à ce que la blessure supérieure de ce côté-là est un peu plus oblique que celle à droite, interceptant ainsi un peu plus de substances que celle de l'autre côté; aussi la crête à gauche est-elle la plus haute des deux. Le peu de largeur des champs de combinaisons s'explique par le fait que les substances avaient partout maintes occasions de descendre le long des blessures.

Ce qui nous intéresse ici le plus est cependant ce qui se passe en dessous des blessures obliques supérieures. Le chemin entre celles à gauche était obstrué en partie par l'attachement d'un bourgeon (fig. 4, Pl. IX); nous nous occuperons donc principalement de la partie droite, à laquelle se rapportent aussi les figures 1, 2, 3 de la planche citée.

Le champ en forme de triangle en dessus des bouts des plaies inférieures a peu changé; il n'y a que deux plumets, reposant chacun sur un des bouts (fig. 1, 3, 4), qui s'y sont développés. Les substances, présentes dans le triangle, se préparaient ainsi à descendre le long des deux côtés de chacune des blessures inférieures.

A gauche le courant étant le plus fort, le plumet est aussi le plus haut; de même le champ de combinaisons y occupe, plus loin tout l'espace comprise entre les deux blessures, et enfin y a-t-il une crête à la lèvre supérieure, commençant déjà dès le bout de la blessure.

Le long de la lèvre inférieure le courant descend également mais seul sous forme d'un champ de combinaisons.

Le plumet plus court, au bout de la blessure droite, descend aussi des deux côtés de la plaie, mais la crête ne paraît à la lèvre supérieure que 30 à 40 millimètres plus loin; aussi n'est elle pas visible dans la figure 3, mais dans la figure 1 le commencement en est présent. Une fois formée, elle suit le bord de la blessure, comme d'ordinaire et comme le montre la figure 2.

De l'autre côté de cette blessure un champ de combinaisons descend aussi, longeant d'abord la lèvre inférieure; un peu plus loin elle va s'en détacher cependant (comme le fait voir la figure 3) et prend une direction verticale pour disparaître peu après dans le dessin du bois normal. L'autre blessure inférieure, la gauche, montre la même chose, seulement le courant ne se sépare du bord de la blessure qu'un peu plus tard, ce qui est dû sans doute aussi à ce que le courant de ce côté était le plus fort. L'explication de ces phénomènes est déjà donné plus haut (p. 26).

Il ne nous reste à parler maintenant que de la partie la plus importante, c'est à dire de celle qui se trouve plus en bas entre les deux blessures obliques; nous parlerons surtout de la partie droite, représentée dans la figure 2, parceque le passage gauche n'est pas tout à fait libre.

Dans cette partie droite il y a trois choses à observer: d'abord le plumet, commençant au bout inférieur de la plaie supérieure qui se rend en sens un peu oblique vers la partie gauche de la blessure transversale (fig. 2); ce plumet n'est qu'une partie du courant qui descend le long de la blessure oblique supérieure, se rendant ainsi au bois cicatriciel primaire qui va se développer dans ce coin-là.

Ajoutons que le bourrelet qui s'était formé à la lèvre supérieure un mois après la blessure, était seulement un peu plus développé au milieu de la blessure qu'aux deux coins, ce qui prouve que ces endroits-ci n'avaient pas été dans des conditions moins avantageuses.

La seconde observation se rapporte à ce qu'on voit successivement en dessus de la blessure inférieure: en haut il n'y a qu'un champ de combinaisons assez étroit (fig. 1, 3), plus tard accompagné de la crête, puis vient la crête avec le champ beaucoup élargi de sorte qu'il va toucher même le bord opposé de l'autre blessure (fig. 2) et enfin la crête, qui poursuit alors seule son chemin jusqu'à la blessure transversale (fig. 2).

La troisième observation est que la crête, qui descend tout le long en dessus de la blessure supérieure (fig. 2), ne s'arrête pas en cet endroit, mais qu'elle poursuit son chemin le long du bord de la blessure, quoique maintenant en se dirigeant vers le haut. Ce trajet n'est cependant pas long, pas plus de 8 millimètres, et même seulement sur les 3 premiers millimètres la crête est forte comme auparavant; après elle s'affaiblit peu à peu pour disparaître enfin entièrement dans un champ de combinaisons, peu étendu, qui tend à se développer vers la gauche, comme la figure 2 fait voir aussi.

De l'autre côté de la branche on peut faire les mêmes observations aux endroits analogues; la crête y remonte aussi le long de la lèvre inférieure de la blessure supérieure, quoique sur 4 millimètres seulement, et sur ces 4 il n'y a que sur 2.5 qu'elle est forte comme auparavant.

Celles de ces dernières observations qui ont le plus d'intérêt pour la question posée sont: la crête remontante et le champ de combinaisons qui constitue le contact entre les deux blessures opposées, parceque de cette manière un chemin practicable est créé pour les substances, pouvant gagner ainsi le bout (supérieur) de la blessure, oblique, inférieure. Une fois là, elles seront libres de descendre de maniére normale. Ainsi le courant continu, cheminant vers la base de la branche, se réconstitue, quoiqu'une partie en va en direction ascendante.

Il serait encore intéressant de savoir si le champ de combinaisons elargi (fig. 2) s'est développé à partir de la blessure inférieure ou bien du bout inférieur de la blessure supérieure, ou encore séparément des deux côtés à la fois; si l'expérience avait dûré un peu moins longtemps, elle nous aurait donné peut-être aussi la réponse sur cette demande. —

Les lésions dans la branche 4 consistaient, comme nous l'avons dit, seulement en deux blessures transversales et en trois longitudinales, disposées comme le montrent les figures 1 et 3, Pl. X.

Les lésions transversales ne faisaient voir que du bois cicatriciel primaire assez bien développé en haut et le même tissu en dessous (fig. 1), quoique en quantité moindre.

Les blessures en long (que nous indiquerons avec I, II, III, comme elles sont désignées dans la figure 3 citée) montrent un champ de combinaisons étroit et une faible crête le long de ceux des côtés des plaies, qui limitent le courant normal, descendant entre les blessures I et II. Les deux crêtes prennent leur origine chacune dans un plumet superposé, plus grand chez la blessure I que chez II (fig. 3). En bas la crête de I finit dans le bois cicatriciel primaire, après avoir développé un champ de combinaisons elargi vers la gauche, se dirigeant vers les autres parties du bois cicatriciel cité, sans cependant dépasser la ligne de la blessure II.

La crête appartenant à cette blessure-ci se déploie aussi en bas en un champ de combinaisons, comme celui que nous avons rencontré dans la branche 1 à l'endroit analogue (fig. 2, Pl. IX). Ce champ n'avait cependant pas encore atteint la limite du bois cicatriciel primaire; on le voit surtout dans la fig. 2, Pl. X.

La blessure III est bordée des deux côtés d'un champ de combinaisons très étroit, sortant d'un plumet pointu. A gauche le champ finit en bas, au delà de la blessure transversale, dans un plumet assez long et étroit. Le champ à droite, appartenant à la partie entre II et III et qui nous intéresse spécialement, est d'abord assez étroit, mais s'élargit un peu en descendant, pour devenir ensuite beaucoup plus large à un certain point,

situé environ 8 millimètres plus bas que le bout de la blessure II. A cette hauteur aussi, mais plus à droite, il entre en contact avec le plumet qui descend, comme nous le disions plus haut, du bout de cette plaie même (fig. 1 (1) et 3, Pl. X).

Chemin faisant il reçoit cependant un renfort, venant du milieu du champ entre II et III, ce qu'on reconnait à la pointe, visible dans les figures 1 (1), 2 et 3, Pl. X et fig. 1, Pl. XI. L'ensemble paraît se diriger seulement vers le bois cicatriciel primaire en bas. On remarquera, et c'est la chose principale, que ce champ s'est développé comme s'il n'y avait pas d'autre blessure longitudinale voisine et qu'il n'entre en aucun contact direct avec la blessure opposée II.

Nous avons vu qu'il descendait le long de cette blessure-ci, mais à sa droite, une crête et un champ de combinaisons étroit. Arrivé à son bout on voit d'abord la crête contourner le bout arrondi de la blessure, comme dans la branche 1, pour disparaître bien vite après. Cependant le courant va se poursuivre dans un champ de combinaisons assez étroit, qui longe le bord de la blessure, maintenant en direction ascendante. Pendant cette course il rencontre un autre champ de combinaisons descendant, champ extrêmement faible parceque l'afflux d'en haut lui est coupé. Le point de rencontre se reconnait à l'élargissement vers la gauche du champ de combinaisons, et à la présence d'une douzaine de très petites protubérances, situées tout près du bord de la blessure, qui ne sont autre chose que des commencements de radicelles; on les voit dans les figures 1 (1), en partie dans la figure 2, Pl. X, et puis dans la fig. 1, Pl. XI.

Il n'y avait encore nulle part d'autres radicelles sauf les trois dans le bois cicatriciel primaire de la blessure transversale inférieure, indiquées dans la figure 3.

Le champ de combinaisons qui descend, accompagné de la crête, le long de II, va se diviser, au bout de cette blessure, en deux parties: l'une, la plus forte, descend obliquement comme plumet vers la lésion inférieure (fig. 3), l'autre partie prend une direction horizontale, comme si elle hésitait quel chemin prendre. Bientôt après elle se décide cependant, c'est à dire qu'elle va se

diviser encore, à l'endroit indiqué par *a* dans la fig. 2. On y voit deux petits courants se diriger obliquement vers le bas et deux autres, un peu plus forts, aussi obliquement, vers le haut pour aboutir sur des courants verticaux. Ceux-ci n'ont aucun contact direct avec les champs de combinaisons du côté opposé, près de la blessure III. Les derniers vont alors renforcer le champ de combinaisons formé par la dissolution de la crête.

Ainsi il n'y a que le courant principal descendant, formant la crête, et une petite partie du champ de combinaisons qui ont réussi à contourner le bout de la blessure II et de se développer en sens ascendant, quoiqu'ils soient arrêtés bien vite par le champ de combinaisons descendant le long de la même côté de la blessure II. Mais puisque ce dernier doit s'affaiblir plus tard à la longue par manque de nourriture, tandis que le courant remontant obtiendra incessamment des renforts, il ne peut pas être douteux que le dernier restera enfin vainqueur.

Il est très remarquable, et digne d'une attention spéciale, de constater que les radicelles, qui ne se développent jamais à côté de blessures verticales, s'y trouvent ici et même justement à l'endroit de recontre entre ces deux courants opposés, où le mouvement des substances est nécessairement très rallenti. Ceci est en concordance avec ce que nous avons observé auparavant (p. 45) quant à l'endroit de développement favori des radicelles. —

Il nous reste enfin à parler de la branche 9, l'expérience analogue à la précédente, mais de durée beaucoup plus longue, de 5 mois et demi.

La figure 1, (1) et (2), Pl. XII, représente la branche encore munie de son écorce vue des deux côtés opposés, la figure 2 (1), (2), (3), la même après en être denudée et vue de trois côtés, toutes les deux en grandeur un peu plus que nature; deux parties, à un peu plus de 2 fois grandeur nature, sont représentées dans les figures 2 et 3, pl. XI, tandis que la figure schématique correspondante porte le n°. 4, même planche.

Les blessures sont tout à fait analogues à celles de la branche

précédente, seulement la partie dans laquelle le courant doit remonter est à peu près deux fois plus longue. Nous avons déjà mentionné plus haut la blessure accessoire qui avait été faite en dessous des autres et 9 jours après, dans le but de rallentir encore plus le courant descendant.

Les bourrelets qui se trouvent en dessus des blessures transversales, montrent que le développement de la branche ne laissait rien à désirer, tandis que les épaississements très irréguliers entre les blessures, p. e. dans les coupes de la figure 3, Pl. XII, prouvent vraiment, comme le disait Duhamel du Monceau, que „de furieuses révolutions" ont dû avoir lieu en ces endroits.

Si nous laissons de côté d'abord la blessure accessoire pour diriger notre attention sur le système des blessures supérieures, on remarque en premier lieu le grand développement qu'a pris le bois cicatriciel primaire en dessus des lésions transversales, comme le montrent les figures 2 et 3 de la planche XI, et 2, Pl. XII. Les larges fissures ont été causées par le desséchement du bois.

Les courants qui descendent de la partie supérieure de la tige entière entre les blessures I et II, se sont concentrés principalement sur les bords de ces blessures, de sorte que la formation de bois nouveau s'est diminuée sensiblement vers le milieu de l'espace entre les deux, comme on le voit dans les quatre coupes de la figure 3 (Pl. XII); dans les deux premières il y a même un endroit qui ne s'est pas épaissi du tout.

En dessus de la blessure transversale supérieure les courants enclosent le bois cicatriciel primaire (fig. 2 (2), (3), Pl. XII), comme partout ailleurs. Là encore y a-t-il des commencements de radicelles, qui montrent de nouveau leur prédilection pour les bords des courants principaux, évitant ainsi leur milieu, où le mouvement et l'afflux de nourriture est le plus fort.

La dernière partie du courant, entre les blessures I et III, montre autre chose. Tout en bas le spectacle est assez simple: un courant, presque aussi large que l'espace entier, y descend et se dirige vers la blessure transversale accessoire, qui lui

barre le chemin. Alors il se divise en deux branches égales, qui, chacune de leur côté, vont contourner les deux bouts de cette blessure pour gagner enfin l'espace libre; sa conduite est ainsi la même de celle des autres courants décrites dans le chapitre précédent.

Vers le haut du même espace il y a plus à observer: le courant qui y descend s'est localisé déjà dans les parties inférieures au bord de la blessure III, où une crête s'est établie tandis que l'épaississement diminue peu à peu vers la blessure I, pour s'arrêter même entièrement avant d'avoir atteint son bord (fig. 3, Pl. XII).

La crête (à côté de III) s'accentue de plus en plus vers le haut, jusqu'à ce que, au bout de la blessure III, elle ait gagné une hauteur de 4 millimètres et demi (fig. 3 (I), Pl. XII); on la voit aussi distinctement comme point très saillant dans la figure 2 (3), Pl. XII.

Il n'y a donc pas à douter qu'un fort courant a occupé cet espace en se dirigeant vers le bas.

Avant de passer outre, il faut fixer l'attention sur une particularité toute spéciale que la blessure transversale accessoire *A* fait voir. Cette particularité, visible dans les figures 1 (2) et 2 (2) et (3) de la planche XII et ensuite en plus large mesure dans la fig. 4, Pl. X, consiste en ce que le bourrelet de bois, qui s'est développé aux deux bouts de cette lésion, montre deux relèvements arrondis superposés au lieu d'un seul. La section transversale, fig. 5, Pl. X, les montre encore plus nettement et fait voir en outre que les deux côtés de la blessure ont subi le même sort. En dessus de la blessure il n'y a plus aucun indice certain, comme le montre la coupe longitudinale (fig. 6, Pl. X). Un tel bourrelet double ne s'est montré jamais ailleurs, de sorte qu'il paraît avoir ici quelque signification speciale. Nous allons en reparler tout à l'heure (p. 70).

La partie, se trouvant entre les blessures II et III et qui nous intéresse le plus, fait voir des choses diverses. En premier lieu c'est le bord de la blessure II qui demande notre attention; déjà la figure 1 (1), Pl. XII, qui montre la branche encore

munie de son encore, fait voir qu'il est assez épais en bas et très mince en haut. Dans la branche dénudée (fig. 2 (1), Pl. XII) ceci est encore plus distinct, ce qui prouve que l'épaississement inégal du bois seul en est la cause; les enfoncements qu'on y voit, entourés par des fibres à course fort irrégulière, indiquent les endroits d'implantations des jeunes radicelles. La diminution de l'épaississement vers le haut se voit surtout dans les coupes successives (IV—I) de la figure 3, Pl. XII.

La cause de l'amincissement du bord de la blessure vers le haut est la couche nouvelle de bois qui non seulement diminue en épaisseur vers le haut, mais qui aussi va se séparer du bord de cette lésion pour se diriger à gauche, ce qui est visible dans les figures 2 (1) et (2), Pl. XII. A partir de ce point le bois n'a subi aucun épaississement, si ce n'est la crête mince qui s'était développée à l'extrême bord; elle est due sans doute à un faible courant qui descendait le long de cette blessure, analogue à celle que nous avons rencontré au même endroit dans la branche 4 (fig. 3, Pl. X). Cette crête est visible dans la figure 2 (1), Pl. XII, comme dans la coupe 3 (I), même planche, où l'on remarque aussi qu'elle se trouve à côté d'une partie de bois non épaissie.

Une seconde observation se rapporte à la présence d'une ligne fortement courbée à droite de la blessure III (fig. 2 (2), Pl. XII et, en partie, fig. 3, Pl. XI). A droite de cette ligne la surface est également arrondie, mais à gauche, elle est plate et même parfois un peu concave; on la voit aussi dans les quatre coupes fig. 3, Pl. XII, aux points indiqués par a; une ligne noire à l'intérieur du tissu indique ensuite que la différence visible à la surface trouve évidemment son origine en dedans de ces couches. Sur la partie plate on remarque encore un grand nombre de petites inégalités, éparpillées sur toute la surface. Je n'ose affirmer que ce sont aussi de toutes petites radicelles, quoique cela ne serait pas impossible. Dans aucune des autres expériences je n'ai rencontré des phénomènes analogues.

La troisième chose à remarquer sont les fibres de bois, qui

passent à travers la blessure III; on les voit dans la figure 2 (2), Pl. XII, mais mieux, à un grossissement de 2 fois et demi, dans la fig. 3 Pl. XI. Dans mes notes il est mentionné relativement à cette branche que 52 jours après le commencement de l'expérience la blessure avait été refermé à un certain endroit par les callus des deux côtés de la plaie qui s'y étaient rencontrés. Ce callus fut recoupé alors, afin de reconstituer la séparation complète des deux parties de l'écorce, mais il paraît que la communication s'était renouvelée et qu'il s'y était développé ainsi un petit pont de bois.

Il faut maintenant se demander: que signifient tous ces phénomènes qui se montrent seuls dans cette partie et seuls dans cette branche-ci?

La branche 9, devant être considérée comme représentant un stade de développement ultérieur du n°. 4, doit ainsi montrer en principe les mêmes phénomènes. L'analogie entre les figures 3, Pl. X et 4, Pl. XI, est déjà très éloquente. La présence des radicelles au bord gauche de la blessure I est une première preuve d'une analogie complète, qui saute surtout aux yeux quand on compare entre elles les figures 1 et 2, Pl. XI, à même agrandissement, se rapportant à ces deux branches. Aussi y retrouve-t-on le courant principal qui descend d'abord le long de la blessure II (à droite) pour contourner ensuite son bout et se diriger vers le haut, à sa gauche.

Dans les deux il y a aussi le courant qui vient d'en haut, longeant à gauche la même blessure (dans la branche 9 elle est seulement visible beaucoup plus haut) quand elle s'est rencontrée avec le courant ascendant; il n'y a pas à douter que c'est encore cette rencontre qui a causé, indirectement, le développement des radicelles en cet endroit. Chose principale: il y a donc aussi dans la branche 9 un courant ascendant.

Le courant qui contourne le bout de la blessure III (fig. 2 (2) et (3), Pl. XII) et qui est très fort, ne peut que descendre à gauche de cette blessure (entre III et I), de sorte qu'il faut bien qu'il soit remonté dans la partie précédente, entre II et III.

Et, puisque le dessin que montre le courant qui remonte

le long de II se poursuit régulièrement et sans interruption aucune dans celui qui contourne le bout de III pour se diriger vers le bas, il n'y a plus à douter que le système de blessures n'ait forcé le courant descendant ordinaire à remonter d'abord sur une distance de 45 millimètres environ, avant de se diriger encore vers le bas.

Le courant choisit partout le chemin qui le mène le plus vite à son but; c'est pourquoi il contourne le bout de la blessure avec une si forte courbure, qu'il laisse même de côté les deux parties un peu distantes, en haut dans les coins (fig. 2 (2) et (3), Pl. XII, marquées de *1* dans la figure schématique).

Dans la branche 4 nous avons vu se développer encore, à droite de la blessure III, un champ de combinaisons qui descendait pour aboutir dans le bois cicatriciel primaire. La partie à gauche de la ligne courbée, citée plus haut, me paraît correspondre à ce champ, avec la différence qu'ici le courant s'est développé complètement et qu'il s'est efforcé ensuite de retrouver une issue des plus directes vers le bas, c'est à dire en traversant la blessure même; la direction descendante vers la gauche, que les fibres de bois montrent au passage de la blessure (fig. 3, Pl. XI), est déjà une preuve indubitable de la descente des substances en cet endroit.

Il y avait donc, dans la partie entre II et III, deux courants opposés tellement larges qu'elles s'avoisinaient et la ligne courbée, sur laquelle nous avons déjà fixé l'attention, n'est que la ligne de démarcation entre ces deux courants. Cette ligne ne paraît cependant pas avoir tenu toujours la même place, car les lignes qu'on voit partir des endroits, marqués de *a* dans les coupes de la figure 3, Pl. XII, ne sont probablement autres que la séparation des deux tissus, dans lesquels les deux courants se mouvaient en sens opposés.

La direction de ces lignes indiquerait que le tissu du courant ascendant a recouvert de plus en plus celui du courant descendant, ce qui prouve que le premier a gagné continuellement en force. A la hauteur de la coupe IV le dernier avait été recouvert même presque entièrement.

Dans les premiers temps après la lésion de la branche il doit probablement avoir existé aussi un courant qui descendait dans le milieu de la partie en question (entre II et III) parceque c'est bien celui qui a dû aider à former le bois cicatriciel primaire, assez développé ici: il est difficile de savoir si un tel courant existait encore à la fin de l'expérience, puisque toute indication manque sur ce point.

Les dessins qu'on voit dans les coupes III et IV de la figure 3, Pl. XII, au milieu des épaississements entre les blessures II et III, doivent leur origine probablement à ce qu'il y avait en ces endroits d'abord du bois cicatriciel primaire, qui a changé ensuite peu à peu en bois presque normal. Comme le montre la figure 3, Pl. XI, les rayons médullaires à la surface sont encore trop larges et trop courts, pour qu'on puisse appeler ce tissu tout à fait normal.

La conclusion que la branche a réussi à développer après un certain temps (en traversant la partie entre les blessures II et III en direction ascendant) un nouveau courant non-interrompu, me parait être renforcée par la présence du bourrelet double aux côtés latéraux de la blessure accessoire, inférieure, duquel nous parlions plus haut. Ce fait curieux doit, à qu'il me paraît, être expliqué de la manière suivante: lorsque les grandes blessures sont faites, les substances nourricières commencent à descendre, surtout dans la partie comprise entre I et III. Ce courant fut bien interrompu par la blessure *A*, faite 9 jours après les autres, mais en en contournant les bouts il pouvait descendre de nouveau librement. C'est pendant ce temps que le premier bourrelet, l'intérieur, a pris naissance. Mais la partie de l'écorce en question, entre I et III, allait se vider peu à peu, faute d'afflux d'en haut et alors le bourrelet ne pouvait se développer plus loin. Sa croissance en serait restée là jusqu'à ce que, plus tard et peut-être même assez longtemps après, le courant en train de remonter dans la partie entre II et III, ait réussi à gagner le bout supérieur de la blessure III. Arrivé à cet endroit l'opposition qu'il avait eu à endurer jusqu'à ce moment, se change en un secours efficace et c'est grace à celui-ci qu'il parcourt ensuite

sans encombrement l'espace entre I et III. Ce courant nouveau, qui ne pouvait être réconstitué qu'un certain temps après que le premier a cessé, serait la cause du développement du second bourrelet, extérieur.

La déduction qu'il s'était développé dans la partie, comprise entre les blessure II et III, un courant ascendant, à éléments qui poussaient les substances vers en haut, se repose sur la circonstance qu'elle seule permet à expliquer entièrement et sans difficultés toutes les observations faites.

Si j'aurais pu poursuivre mes recherches, j'aurais tâché tout d'abord de livrer aussi la preuve expérimentale de cette conclusion. Ceci aurait pu être exécuté en faisant une entaille transversale nouvelle, reliant les blessures longitudinales II et III, quand le courant ascendant se serait développé. Cette entaille, interceptant tant le courant ascendant que le courant descendant, aurait dû causer, si la conclusion était juste, le développement d'un bourrelet à la lèvre supérieure dans la partie du courant descendant, comme d'ordinaire, mais dans la domaine du courant ascendant ce bourrelet se serait développé à la lèvre inférieure. Chez le *Caulerpa* j'ai fait des expériences quelque peu analogues, qui ont livré le résultat que j'en attendais; nous en parlerons encore dans les conclusions.

IV. Le transport d'autres substances, non nourricières.

Jusqu'ici nous n'avons parlé que des phénomènes qui se rapportent au transport de substances nutritives par les éléments du liber secondaire.

La circonstance qu'il fallait analyser dans les cas cités toujours le mouvement des matières nutritives, amènait cependant une complication, due à ce que tout tissu, en voie de développement, attire aussi ces substances, de sorte que leur mouvement est la résultante de l'action de toutes ces forces, différentes en direction comme en intensité.

Si on aurait affaire cependant à des substances sans valeur

alimentaire toutes les forces, dues à la nutrition des cellules, resteraient hors jeu, de sorte que le transport de ces substances serait alors déterminé exclusivement par la seule force restante, la force „spéciale", qui doit bien agir d'une même manière sur toutes les substances, nutritives ou non.

Quand on pourraît démontrer nettement qu'il y a des cas où de telles matières sont transportées dans une direction ou autre, ils livreraient la preuve indubitable de l'existence d'une telle force et de la direction dans laquelle elle agit. Et, ceci démontré, il serait permis de conclure que cette même force, influencerait aussi, d'une manière analogue, le cours des substances nutritives.

Dans le cours de mes études, j'ai recontré deux cas, très différents entre-eux, qui, à ce qu'il me paraît, ont tous les deux quelque valeur à ce point de vue.

Le premier se rapporte à un fait observé pendant une de mes expériences faites avec l'*Acalypha*, décrites plus haut.

Dans quelques branches, peu épaisses, j'avais fait des blessures rectangulaires simples, dans le but de les employer ensuite pour des études microscopiques. Les branches furent coupées deux mois après; d'une d'entre elles j'enlevais l'écorce aussitôt.

Vue d'en dedans celle-ci montrait une teinte rouge, localisée d'une manière toute spéciale par rapport à la blessure comme à la branche latérale, implantée un peu en dessus de la plaie; j'ai fait dessiner alors cette partie, encore vivante, en couleurs et la figure 5, Pl. III, en est une réproduction, grandeur nature. L'étude microscopique faisait voir que le suc cellulaire d'un nombre de cellules, appartenant aux couches externes du liber secondaire, était coloré en rouge, évidemment par la présence d'anthocyane.

Comme la figure citée le montre, cette substance était présente surtout en dessus, tant de l'endroit d'implantation de la branche que de la blessure, comme des deux côtés de ces endroits, mais qu'elle y manquait justement en dessous et bien exactement sur des parties aussi larges que la branche et la blessure. Si l'anthocyane était descendue d'en haut, transportée par des

courants verticaux, jusqu' à ce qu'elle fut arrêtée par des obstacles, la répartition n'aurait sans doute pas été autre. Ceci n'a cependant pas eu lieu, car déjà à une certaine distance en dessus de l'attache de la branche latérale, l'écorce était verte, de sorte que l'anthocyane elle-même ne sera pas descendue; on présumerait plutôt que cela aurait été le cas avec une autre substance, ayant la faculté de produire de l'anthocyane en des circonstances, réalisées en ces endroits.

Mais, s'il a été d'une substance ou de l'autre, le dessin est tellement caractéristique qu'il est difficile de ne pas penser à l'effet d'un courant venant d'en haut.

L'autre cas se rapporte à une observation faite pendant mes études des maladies des muscadiers *(Myristica fragans)* aux Moluques. Le rapport en a paru en hollandais [1]; j'en donnerai ici un aperçu raccourci, accompagné d'une figure schématique, à moitié grandeur nature, qui ne fut pas publiée (fig. 6, Pl. III).

La maladie en question se reconnait à la flétrissure d'une partie ou de toutes les feuilles de l'arbre, ce qui peut arriver parfois pendant un seul nuit. Elle ne se présente que pendant la saison pluvieuse; dès que les pluies cessent la maladie ne fait plus de victimes du tout. Quand seule une partie de l'arbre est attaquée, le reste peut être sauvé en coupant la couronne tout de suite à une certaine distance en dessous des branches mortes inférieures. L'origine de cette maladie m'est resté inconnue, surtout à cause des circonstances défavorables pendant mon séjour aux Moluques. Il est cependant bien certain qu'il ne faut l'attribuer ni à des insectes, ni à un champignon.

La maladie commence toujours à un certain endroit (déterminé par des causes encore inconnues) du cambium ou des couches voisines et attaque ensuite les couches internes et externes. Les éléments tués se brunissent, de sorte que, quand la maladie a gagné les couches extérieures de l'écorce, on reconnait les endroits malades à sa teinte noire.

La maladie s'étend cependant aussi vers les côtés et vers le

1) De nootmuskaat-cultuur in de Minahassa en op de Banda-eilanden; Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin, XXVIII, 1898, p. 91 et suivantes.

bas, quoique avec des vitesses très différentes. C'est justement cette propagation vers le bas qui se fait très vite, surtout en comparaison de celle vers le côté; de là le moyen pratique, trouvé par les cultivateurs, qu'il n'y a qu'à couper entièrement, et bien vite, la partie attaquée de la couronne pour sauver le reste de l'arbre.

Plusieurs observations directes donnent la preuve de cette différence en vitesse d'extension. Ainsi il y a des cas où l'arbre, n'étant attaqué que d'un seul côté, ne meurt aussi que de ce côté-là, tandis que le côté opposé ne souffre pas du tout de maladie.

Le cas le plus parlant est sans doute le suivant; c'est celui auquel se rapporte la figure 6 citée.

Un arbre, d'une hauteur de 4 mètres environ, était mort au sommet. L'écorce y était noire tout autour sur une longueur d'un mètre et demi; à cette hauteur se trouvaient les dernières branches flétries. La partie morte de l'écorce s'étendait encore plus loin jusqu'aux branches opposées suivantes (la figure citée commence à cet endroit). Ces branches n'étaient pas du tout attaquées et elles formaient évidemment un obstacle pour l'avancement de la maladie, car l'écorce noire tout autour en haut, ne l'était plus en dessous.

Là, il y avait seulement deux rubans noirs, de 8 millimètres de large, séparés par deux champs verts d'une largeur de 5 et 8 millimètres. Les rubans noirs passaient exactement entre les bases des deux branches saines et se dirigeaient en ligne droite vers le bas en s'amincissant continuellement. Ce n'était cependant qu'à une distance de 60 centimètres que l'écorce était devenue de nouveau verte tout autour.

Ainsi la maladie a pu procédér vers le bas sur une distance de 60 centimètres, sur 8 millimètres environ vers le côté. L'écorce des deux branches n'était pas attaquée non plus, ce qui prouverait que la maladie ne peut s'étendre sur les branches vers le haut.

Ces observations et d'autres analogues s'expliquent le mieux, à ce qu'il me paraît, en supposant qu'une substance nuisible

s'est formée à l'endroit où la maladie sévit et qu'elle est transportée en dedans de l'écorce vers le bas par une action descendante.

La cause de la maladie étant inconnue, il est impossible de préciser. Il est bien certain cependant que, si la mort de l'écorce était due à un organisme tel, qu'il devrait être présent à tout point attaqué de la plante, l'effet observé ne pourrait se produire qu'en supposant que cet organisme se propage dans les sens divers exactement de la manière décrite, c'est à dire beaucoup plus vite vers le bas que vers le côté. Ceci ne pourrait évidemment être non plus le cas qu'à l'aide d'une force qui déterminerait une telle conduite et ce serait alors encore qu'on devrait avoir recours à une force descendante.

Une telle force me paraît ainsi inévitable pour l'explication de ces faits et puisque je n'ai nulle part pu trouver d'indices, ni dans l'écorce ni dans le bois mort, d'insectes ou de champignons, il ne me reste à supposer qu'on à affaire ici à une maladie bactérienne et que ces parasites forment dans les cellules encore vivantes une substance nuisible, qui descend assez vite vers le bas dans le cambium ou dans les couches voisines et qui tue peu après les cellules dans lesquelles elle est entrée. La cause de la descente rapide serait ainsi encore la „force spéciale".

Il va sans dire, qu'aucun des deux cas cités ne peut compter comme preuve évidente de l'existence de la „force spéciale" parcequ'il y a trop de circonstances inconnues dans tous les deux. J'en ai parlé cependant, surtout pour fixer l'attention sur de tels cas, qui se retrouveront sans doute aussi ailleurs et dans des circonstances tout à fait autres; combinés ils pourraient fournir une aide importante pour la décision de la question présente.

V. Conclusions.

Les expériences décrites dans les chapitres précédents ont été entreprises dans le but d'examiner la question posée: Existe-t-il dans la plante une force ou action qui a la tendance de pousser les substances toujours et invariablement dans une direction donnée, ordinairement descendante?

Le résultat en a été que toutes les observations, faites aux endroits divers des branches à blessures très variées, se laissent expliquer entièrement par le concours des deux forces qui mettent en mouvement les substances nutritives dans ces branches (l'attraction exercé par le cambium et celle des tissus blessés) avec une troisième, à laquelle nous avons donné provisoirement le nom de „force spéciale". Dans tous ces cas cette dernière est même indispensable.

Les circonstances rendaient impossible d'étudier d'une manière directe les courants, provoqués par ces forces dans les éléments du liber secondaire, pendant leur mouvement. Il fallait donc employer un autre moyen, indirect; comme tel fut choisi le dessin que montre la surface du bois, supposant que ce dessin indique à chaque point et en tout temps le chemin que le courant de substances nutritives a pris dans l'écorce.

La probabilité de cette supposition ne fut pas démontrée préalablement; le raisonnement était qu'il serait impossible de fournir une explication suffisante de toutes les observations tellement différentes, qui seraient à faire sur les branches, si cette thèse était inexacte; de sorte qu'une bonne réussite prouverait implicitement que le choix du point de départ avait été juste.

Ainsi dans le bois normal la direction uniforme des fibres indiquerait telle direction du courant à chaque point, soit que ces fibres aient un cours strictement longitudinal, comme d'ordinaire, soit qu'elles aient une position plus ou moins inclinée (comme dans notre figure 6, Pl. I).

Pour obtenir une explication suffisante des observations auxquelles les branches employées donnent lieu, il fallait avoir recours à la „force spéciale", à direction donnée, comme la question posée l'exprime.

L'analyse des expériences démontre cependant que l'explication des phénomènes exige que cette direction ne soit pas absolument fixe, mais qu'elle change selon les circonstances. Ces circonstances sont déterminées, dans les cas présents, par les blessures qui forcent les courants à choisir des chemins nouveaux.

Les expériences ont révélé ensuite qu'aux endroits où les nouveaux courants se sont développés, la direction de la „force spéciale" doit avoir changé aussi et dans le même sens, de sorte que la direction de cette force coïncidait partout et à chaque point du chemin avec celle du courant même; (le développement graduel des „éventails" en dessous des blessures rectangulaires (p. 20) p. e., exige un tel changement dans la direction de la „force spéciale").

L'étude microscopique fait voir que l'allongement des éléments du liber secondaire s'est toujours fait dans la direction du courant, sans compter cependant les ondulations inévitables afin de contourner les rayons médullaires plus ou moins larges; cet allongement avait donc lui aussi à tout point la direction de la „force spéciale". Il est évident que ceci n'est possible que quand chaque partie du tissu agit pour son propre compte, c'est à dire seul quand la „force spéciale" trouve son origine dans chaque cellule du tissu conducteur.

Il appert de ce raisonnement que c'est la cellule qui est autonome sur ce point et que c'est elle qui détermine la direction dans laquelle la „force spéciale" va agir.

Il y a cependant une circonstance importante qu'il ne faut pas perdre de vue: d'après ce qu'il a été dit, la direction d'allongement des cellules en question détermine la direction de la „force spéciale", mais ainsi aucun changement ne peut avoir lieu qu'après que des cellules, allongées dans un autre sens que les précédentes, se sont développées.

Ceci implique qu'il doit y avoir quelque chose qui précède

l'allongement en direction changée des cellules nouvellement formées, et qui en est même la cause.

Pour la rechercher représentons-nous quelques séries (deux p. e.) longitudinales de cellules, l'une à côté de l'autre, et que dans chaque élément (allongé ou non) la force spéciale pousse les substances vers le bas; alors chaque série pour soi fera acheminer toutes les substances nutritives transportables de cellule en cellule vers la base. Quand la branche est blessée ensuite, tellement qu'une de ces séries est interrompue tandis que l'autre reste intacte, la dernière pourra exécuter le transport comme auparavant. Dans les cellules de l'autre série, qui sont situées en dessus de la blessure, les substances continueront à arriver d'en haut, mais sans être transportées plus loin vers le bas. De cette sorte il se formera dans les cellules superposées de cette série une accumulation de substances, cherchant un autre chemin pour poursuivre leur cours interrompu. L'occasion n'en existe cependant que de deux côtés: soit vers l'intérieur, dans les rayons médullaires du bois (ce qui ne se manifeste aucunement sur la surface du bois), soit à côté, mais alors seulement vers celui de la série intacte. S'il y a plusieurs de ces séries interrompues, l'une à côte de l'autre, comme cela sera toujours le cas, il naîtra ainsi un courant de traverse (transversal ou oblique) qui fera passer les substances à côté.

Ce mouvement ne peut être effectué par la „force spéciale" parcequ'elle agit dans une direction tout autre, de sorte qu'il doit y avoir une autre cause: c'est sans doute la différence en quantité de substances nutritives disponibles dans les cellules contigües qui détermine alors la direction de ce courant.

Plus tard, lorsque les éléments nouveaux du liber vont se développer ils s'allongeront encore, quoique maintenant dans la nouvelle direction qui leur est indiquée par celle du courant nouveau, qui passe les cellules des couches précédentes de traverse. Ce sont ces éléments-ci qui feront partie des petits courants de communications entre les courants longitudinaux et qui tous ensemble constituent un champ de combinaisons.

Si ces courants de communication déterminent ainsi le chemin de traverse que prennent les substances, d'autre part, et même avant que ceci ait eu lieu, le cours de ces substances détermine le sens du développement des éléments, duquel la direction du courant va dépendre. De cette sorte il y a de la réciprocité entre les deux: c'est le courant de traverse qui détermine dans les éléments nouveaux un allongement de traverse, et grâce à cet allongement le transport dans ce sens devient déterminé. Car c'est bien encore dans ces derniers éléments que la „force spéciale" cause la naissance du courant, qui aura nécessairement aussi la direction de traverse.

Du fait que les substances se meuvent d'un endroit où il y en a plus vers un autre où il y en a moins, nous avons rencontré des exemples très instructifis dans les branches 6 et 7 (p. 26 et 28). Ce mouvement ne doit cependant pas être attribué à une quatrième force, qui déterminerait aussi le transport des substances, car, la différence en quantité des substances en divers endroits contigus, n'étant que la suite de l'action des forces citées, ne peut compter comme cause indépendante du mouvement, comme le sont ces trois forces.

Les expériences de plus longue durée, traitées dans le chapitre II, prouvent encore, quoique d'une autre manière, que la „force spéciale" agit partout de point en point, et voici pourquoi:

Si cette force n'agissait pas ainsi, indépendamment à tout point, le courant devrait avoir une autre cause, située p. e. tout en haut de la branche et qui pousserait les substances vers le bas; les parties inférieures de l'écorce n'y prendraient ainsi aucune part.

Admettons pour un moment qu'une telle cause mettrait ce courant en mouvement, il est facile à voir qu'au moment où ces substances arriveraient au niveau de la première blessure annulaire incomplète une grande partie en serait rentenue à cet endroit, parceque la bande d'écorce entre les deux bouts n'en laisserait passer qu'une partie. Le reste s'accumulerait en dessus de la blessure où un fort épaississement trahirait cet amas de nourriture.

Nos expériences ont fait voir tout autre chose: l'épaississement considérable des parties situées au milieu des blessures, plus fort qu'on n'en voit en haut de la supérieure, démontre que, quoique la blessure ait réduit la largeur le chemin jusqu'à un quart ou à un cinquième, presque toutes les substances y ont passé. Ce furent ainsi les difficultés rencontrées au fur et à mesure pendant le trajet parmi les blessures, qui faisaient naître à tout point des amas de substances, reconnaisables aux épaississements extraordinaires du bois en ces endroits. Un tel effet ne peut se réaliser seulement que quand les tissus, situés parmi les blessures, ont pris une part active au transport des substances.

Il me paraît donc que les expériences décrites sont des preuves indubitables de la thèse posée, que les éléments en question ont la faculté d'exercer une force, dont la direction est indiquée par le sens dans lequel ils sont allongés, et qui, d'ordinaire, c'est à dire dans la plante intacte, est dirigée vers la base [1]).

Cette conclusion implique que l'interprétation des expériences anciennes, tendant à démontrer l'existence de la „sève descendante" ou du „courant descendant", a été entièrement juste, du moins quand on fixe l'attention seulement sur la force, comme cause du transport et non sur les substances qui sont transportées. Sachs surtout a regardé la question de ce point de vue-ci, et c'est justement ce qui a fait naître le malentendu, qui ensuite est devenu la cause du grand combat, dans lequel Sachs est resté vainqueur.

Quand le courant descendant ordinaire doit changer de direction à cause des difficultés rencontrées, il réussit à se frayer un chemin nouveau à travers les obstacles, quelle que soit la direction qu'il doit prendre momentanément. Ce changement

1) Ce résultat est donc fondé exclusivement sur le mouvement des substances nutritives qui s'était effectué dans nos expériences; les deux cas cités dans le Chapitre IV, qui avaient rapport à d'autres substances, sont ainsi laissés hors considération, car les détails en étant encore si peu connus, ils ne sont pas suffisamment concluants.

de direction s'effectue d'une manière toute spéciale; ce n'est pas par moyen d'une déviation, faible mais continue, dans les couches successives. Il se forme au contraire tout d'abord plusieurs petits courants de travers, obliques ou même transversaux, en quantité plus ou moins grande (d'après la direction à prendre diffère plus ou moins de celle du courant actuel); au commencement le chemin acquiert ainsi la forme de zigzag, plus tard, c'est à dire dans les couches suivantes, les angles droits ou obtus des losanges inclus dans les zigzags, sont arrondis peu à peu. Enfin les courants prennent un cours de moins en moins onduleux, jusqu' à ce qu'ils soient devenus presque droits, mais c'est alors qu'ils ont acquis la position inclinée que les circonstances exigent.

Les expériences nous ont fourni aussi plusieurs exemples du fait que le courant principal, qui s'est établi à travers les blessures, tend à raccourcir sans cesse son trajet, ce qui amène entre autre que les blessures transversales vont se fermer peu à peu, à commencer par les deux côtés latéraux. Il va sans dire qu'il doit y avoir une raison spéciale pour cette conduite.

Nous avons vu que le courant, interrompu par une blessure, se dirige dans la direction où il trouve les parties les moins bien nourries. Il me paraît que ce principe est aussi applicable au cas en question; car, plus le chemin sera court, plus la différence en quantité des substances nutritives présentes dans les cellules voisines sera grande, et c'est dans la direction de cette plus grande différence que le courant ira se développer, ce qui sera donc le chemin le plus court.

Dans la description de nos expériences nous avons signalé aussi la présence de radicelles aux environs des blessures. Elles se montrent exclusivement en dessus d'elles, en des endroits où il y avait donc accumulation de nourriture. Cependant elles paraîssent éviter les endroits trop favorisés, se trouvant surtout aux abords des courants forts, c'est à dire aux endroits où il passe moins de substances qu'à leur milieu. Si les branches appartenaient à des variétés, formant plus de radicelles que d'ordinaire, cette règle n'est pas suivie de toutes, quoique leur

prédilection pour les bords des courants soit encore très manifeste.

Ces études auraient donc prouvé que chacune des cellules en question est cause d'une impulsion, tendant à donner aux substances un mouvement en direction basale, quelle que soit la position qu'occupent ces cellules envers l'axe de la branche.

Ce résultat est encore fortifié par les expériences, décrites dans le chapitre III, qui servirent à rechercher si la direction du courant, ordinairement descendante, pouvait être renversée.

Dans une seule des branches (n°. 9) ce résultat fut obtenu, mais c'était uniquement à cause de la longue durée de cette expérience, de 5 mois et demi; dans les deux autres (n°. 1 et 4), étant finies après 5 semaines, le but ne fut pas atteint, quoique il s'y montraient déjà des commencements non dubieux d'un courant renversé, en concordance complète avec les changements ultérieurs que le n°. 9 fit voir.

Le résultat principal en était que sous l'influence du courant extrèmement fort, qui amenait les substances de toute la partie supérieure de la branche vers la région des blessures, il s'est développé, à l'endroit où le courant devait remonter, un tissu à éléments qui poussaient les substances vers le haut, mais que toutes les autres, anciens et nouveaux, et même celles qui se trouvaient dans le voisinage immédiat du courant, ont continué à pousser les substances vers le bas.

Ce n'est donc pas l'action des éléments qui a changé sous ces circonstances, mais le courant a pu atteindre son but parcequ'il se formaient sous son influence des éléments nouveaux dans lesquels l'action avait une autre direction, concordante en tout point avec ses exigences. L'action cellulaire ne changeait donc pas, ce qui prouve l'autonomie absolue des éléments dans les tissus développés.

Il faut donc bien tirer des observations citées la conclusion qu'il y a dans les cellules en question une action qui est dirigée toujours et invariablement dans un sens donné. En même temps est-il bien sûr aussi qu'aucune de ces observations ne donne le droit même de supposer qu'il existerait en outre dans les mêmes cellules une autre action, agissant en sens contraire.

Ce résultat n'est pas entièrement nouveau, puisque mes recherches sur la polarité du *Caulerpa prolifera* [1]) m'avaient conduit à une même conclusion.

Ces expériences avaient prouvé qu'il règnait dans ces cellules géantes, une „impulsion basipetale" et qu'aucun indice ne s'était jamais montré pouvant faire naître l'idée de l'existence d'une force contraire ou „impulsion acropétale".

La correspondance exacte sur ce point entre les résultats de mes deux séries d'expériences me fait conclure qu'il est permis de remplacer ici l'expression provisoire „force spéciale" par celle de „impulsion basipétale", qui dans les deux cas représenterait ainsi une action indépendante, primaire à ce qu'on pourrait dire, des cellules en question.

Pour le *Caulerpa* j'ai pu démontrer en outre (I, p. 450) que l'impulsion basipétale était intimement liée avec le mouvement du protoplasme, mouvement si intensif et si facile à étudier dans cette plante. Il est à peine nécessaire de mentionner ici que, quant à ce point, nous ne savons encore rien sur des détails du protoplasme des cellules du liber secondaire, quoiqu'il soit bien évident que chez elles aussi l'impulsion ne peut être qu'une action quelconque du protoplaste.

On sait cependant que le mouvement du protoplasme se laisse observer aussi et sans beaucoup de peine dans les cellules du liber. Velten [2]), le premier qui a constaté que le mouvement du protoplasme est un phénomène extrêmement répandu, mentionne tout spécialement les cellules du cambium et les vaisseaux criblés comme exemples de cellules où l'on peut observer facilement la rotation très accentuée du protoplasme. M. De Vries [3]) en parle aussi et dit même que le mou-

---

1) I. Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*; Jahrb. für wiss. Botanik, 1906. Bd. XLII, p. 394.
II. Ueber Organveränderung bei *Caulerpa prolifera*; ibidem, 1910, Bd. XLVIII, p. 73.

2) Ueber die Verbreitung der Protoplasmabewegungen im Pflanzenreiche; Botan. Zeitung, 1872, p. 654.

3) Ueber die Bedeutung der Circulation und Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze; Botan. Zeitung, 1885, p. 1.

vement se laisse observer le plus facilement dans les cellules conductrices du liber, que sa vitesse y est assez grande et qu'il a le caractère d'une rotation toute pure.

Dans ce travail-ci nous avons pris comme point de départ la supposition (p. 5, 11) que les substances nourricières se mouvaient dans le liber secondaire, parceque ce tissu est regardé universellement comme le tissu conducteur des matières albuminoïdes, et par plusieurs auteurs comme celui des substances hydrocarbonées aussi. Si cependant il y aurait lieu de supposer, se basant sur les études citées de Velten, que le cambium lui-même compte aussi comme tissu conducteur, notre raisonnement serait de beaucoup simplifié. Car alors il n'y aurait plus besoin de supposer, comme nous avons dû le faire, que la direction des éléments du bois nouveau fut déterminée par le courant traversant les cellules du liber, et que son influence se fit sentir sur les jeunes éléments du bois à travers le cambium. Alors celui-ci transporterait, tout aussi bien que le liber, les substances destinées à son propre usage, et il est bien probable que le bois jeune le ferait de même pour sa part. Un seul courant traverserait alors les trois tissus, et déterminerait dans tous les trois à la fois la direction de l'allongement des éléments, lequel sera donc sans doute le même dans chacune de ces couches.

Alors il ne serait plus étonnant non plus qu'on puisse se servir, et avec succès, du cours des éléments du bois pour étudier la direction que prend le courant nourricier.

D'autre part le fait qu'on peut arriver à une explication tellement simple de la coïncidence exacte du cours des éléments dans le bois et dans le liber, constituerait à lui seul déjà un appui assez fort pour la thèse que le courant nourricier du cambium se meut dans le cambium même.

La polarité très prononcée que montre le *Caulerpa* se repose aussi sur l'impulsion basipétale. La formation de nouvelles „radicelles" et de „rhizomes" sur des morceaux de „feuilles" (comme l'on peut appeler les diverses parties de la cellule tellement différenciée du *Caulerpa*) naissant seul dans le

voisinage immédiat de la blessure basale, comme la rélation évidente qui existe entre le développement de ces organes et les courants protoplasmiques, sont là pour le prouver. La présence d'une force seule, dirigée vers le bas, comme cause de la polarité, m'a amené à conclure que le *Caulerpa* ne possède qu'un seul pôle actif, se trouvant à sa base, et qu'il doit ainsi être regardé comme „unipolaire".

Plusieurs expériences avaient été faites, avec le *Caulerpa* aussi, pour savoir si la direction de la polarité dans les feuilles pourrait être changée. Le résultat en fut (I, p. 452) qu'il était bien possible de faire dévier les courants, dans une partie restreinte de la feuille, de leur direction précédente, et même sur 90 et 180 degrés, mais que même dans ces parties la polarité s'était conservé sans changement aucun.

Les phénomènes que le cambium et ses couches voisines font voir chez l'*Acalypha* se présentent donc aussi et de même manière (autant que possible du moins) chez le *Caulerpa*; cette coïncidance conduit à la conclusion que les cellules du cambium etc. ont elles aussi une polarité simple, c'est à dire qu'elles possèdent également un seul pôle actif, tourné vers la base de l'organe.

Si l'unipolarité serait ainsi une propriété de cellules si différentes que celle d'une algue (des plus haut différentiées il est vrai) et de tissus d'une plante supérieure, choisie au hasard parmi des milliers, il est bien évident que bien d'autres cellules, libres ou réunies en tissus, auront de même un seul pôle actif, basale.

Si cette conclusion paraîtrait prématurée, il ne faut pas oublier que l'idée de la bipolarité des cellules (c.-à-d. la polarité, comme celle de l'aimant, à deux pôles diamétralement opposés, tous les deux actifs, mais à actions contraires) n'est qu'une supposition, qui n'a jamais été prouvée. Du moment qu'on a reconnu que les deux bouts d'une bouture se comportèrent diversément on a pensé, comme point de comparaison, à l'aimant, étant le seul objet inanimé présentant des propriétés analogues, sans se demander s'il existerait peut-être,

dans les cellules ou organes, une polarité de nature toute autre.

Aussi aucune des nombreuses expériences, faites sur le sujet de la polarité chez les plantes, n'a démontré rigoureusement l'existence de deux pôles actifs, contraires [1]).

Je n'oublie pas que M. Vöchting n'est pas de mon avis. A la fin d'une publication [2]), ayant paru peu de temps après mon travail cité sur le *Caulerpa* (I), il n'a pu ajouter qu'une courte observation relativement à mes expériences.

M. Vöchting admet évidemment ma conclusion sur l'unipolarité des „feuilles" du *Caulerpa*, et aussi, à ce qu'il paraît, pour les feuilles des plantes supérieures, pour lesquelles j'avais supposé la même propriété. Il en dit:

„Den „Blättern" der *Caulerpa* ähnlich verhalten sich die meisten Blätter der höheren Pflanzen, und Janse knüpft daran die Frage (S. 450 ff.), ob auch nicht den Sprossen unipolarer Bau zuzuschreiben sei. Er stützt sich dabei auf gewisse Versuche, die ich einst ausgeführt habe, denen aber andere widersprachen. Aus allen meinen Beobachtungen ergab sich mir der bestimmte Schluss, dass die Wurzel und der Sprosz zwei Pole, und zwar aktive im Sinne Janses, haben. Darauf näher einzugehen, würde hier zu weit führen. Wir werden darauf demnächst zurückkommen, bemerken aber schon jetzt, dass inzwischen eine Pflanze gefunden wurde, deren Sprosse an beiden Polen Adventivbildungen, Knospen und Wurzeln, erzeugen, eine Tatsache, die allen Zweifeln ein Ende bereitet."

A de telles objections, courtes et vagues, on ne saurait répondre que par des observations générales.

---

1) Même les très belles expériences de M. Vöchting sur la transplantation de morceaux de tissus, faites surtout avec les racines charnues du betterave et qui lui ont mené à la conclusion entièrement inattendue de la polarité double des cellules (c'est à dire à polarité dans deux directions perpendiculaires entre eux, longitudinale et radiale), n'ont donné lieu à aucune observation qui ferait naître la supposition que ces cellules auraient deux pôles opposés et actifs dans chacune de ces directions. Il reste ainsi la possibilité qu'elles ne soient aussi unipolaires dans chacune de ces deux sens: on pourrait les appeler ainsi doublement unipolaires.

Mes expériences, décrites ici haut, ne peuvent décider si les cellules du cambium etc. sont aussi doublement unipolaires ou non, ce qui serait donc encore à étudier.

2) Ueber Regeneration und Polarität bei höhern Pflanzen. Botanische Zeitung, 1906, p. 148.

Je ne puis que répéter que les résultats des expériences que M. Vöchting a publié, n'ont pu me donner la conviction que la tige présente vraiment deux pôles actifs; le travail promis, qui parlerait plus en détail sur ce sujet n'a d'ailleurs pas paru, du moins je ne le connais pas.

Si M. Vöchting a trouvé vraiment, comme il l'assure, une certaine plante, ayant la faculté de produire des racines et des bourgeons à chacune des extrémités de la tige, la question n'en serait pas plus décidée. D'abord il ne s'agit pas ici de la conduite de la tige d'une seule plante spéciale, mais d'une propriété qui doit être évidemment très commune, si non générale. La plante en question serait ainsi une exception, très intéressante sans doute, mais sans valeur pour la question principale posée. D'autre part, si cette plante produirait les deux organes à chacun des bouts d'une bouture, cela prouverait qu'elle n'est pas polaire du tout, dans les sens de M. Vöchting; elle aurait alors bien deux pôles et bien aussi deux pôles actifs, mais ils seraient égaux entre eux, n'ayant pas de propriétés opposées, comme son idée de la polarité l'exigerait.

Il y a encore autre chose.

L'idée de la bipolarité des organes est donc née en voyant se développer chez les boutures des racines à la base et des bourgeons au sommet.

Mais ces deux effets divers sont ils comparables entre eux? A ce qu'il me paraît, ils ne le sont pas, parceque les racines s'y forment bien souvent de nouveau (souvent aussi il y a des commencements de racines, encore cachés dans l'écorce), mais les bourgeons sont toujours là et n'ont qu'à s'ouvrir. Jamais de nouveaux bourgeons se développent, ni au sommet ni à la base, quand on a enlevé les bourgeons axillaires [1]).

Or, l'éclosion des bourgeons dépend de toutes autres circonstances que la formation de racines nouvelles. Pour les dernières un afflux de nourriture est en premier lieu nécessaire

1) Seul sur un callus les voit-on paraître parfois, mais ce n'est pas la même chose, parceque le callus est un tissu à part, nouveau, qui a des propriétés toutes spéciales.

ce qui ne l'est pas pour les bourgeons, qui ont dans leurs tissus des substances en réserve. D'autre part le développement des bourgeons peut dépendre de circonstances qui n'ont rien de commun avec celui des radicelles. Ainsi SACHS a démontré p. e., il y a déjà longtemps [1]), qu'on peut accélérer leur éclosion en introduisant, sous pression assez forte, de l'eau dans les vaisseaux de la tige, et ensuite est-il assez connu entre autre que, quand on fixe une branche en position courbeé, de sorte que le sommet est dirigeé vers le bas, ce sont les bourgeons situés au point le plus haut de la courbure qui iront se développer le premier et qui croîtront le plus vigoureusement. Dans ces circonstances, et dans beaucoup d'autres, une polarité reste sans doute hors jeu et le développement des bourgeons n'est donc pas un bon moyen pour étudier cette propriété.

Pour prouver qu'une tige serait bipolaire il faudrait qu'elle formât de nouvelles racines en bas et de nouveaux bourgeons en haut, mais il est bien certain qu'on ne connait une telle conduite pour aucune plante. Les bourgeons, naissant sur les tiges extrêmement jeunes dans l'aisselle des feuilles, sont tellement communes chez toutes les plantes supérieures et suffisent, paraît-il, si complètement à tous les besoins, que la plante semble avoir perdu le pouvoir d'en faire d'autres, plus tard et ailleurs. On pourrait dire aussi que les plantes supérieures, n'ayant pas la faculté de produire de nouveaux bourgeons sur la tige, ont pris la précaution d'en former un grand nombre d'avance, un dans l'aisselle de chaque feuille, prêts à se développer quand les circonstances l'exigent.

Quand il s'agit d'étudier la polarité d'un tissu ou d'un organe on obtiendra toujours les résultats les plus simples et les plus convainquants en choisissant comme point de départ seulement ces phénomènes qui sont les suites directes de l'action cellulaire. Les recherches classiques de M. VÖCHTING sur la transplantation des tissus en sont une preuve très éloquente.

Il me paraît donc que la formation de nouvelles racines à

1) Experimental-Physiologie, 1865, p. 242.

la base des boutures, le seul phénomène de ce genre qui doit être attribué évidemment à la polarité de la tige, prouve qu'elle aussi ne possède qu'un seul pôle actif, situé à sa base. Ceci est devenu d'autant plus probable par les expériences, décrites ici, qui ont prouvé qu'il existe dans le cambium, et dans les couches voisines des deux côtés, un courant indépendant qui pousse les substances, nourricières et autres, vers le bas.

Leyde, Avril 1914.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les photographies représentent la surface du bois des branches, ayant servi aux expériences.

Les figures schématiques montrent la position des blessures et les dessins nouveaux qui se sont montrés à la surface du bois, représentée comme développée en plat, à moitié de grandeur nature. La signification des numéros dans ces figures est indiquée à la pag. 35.

Toutes les figures se rapportent à des branches d'*Acalypha*, à l'exception des figures 3, Pl. I, 3 et 4, Pl. II, qui ont rapport à une seule branche de *Sanchesia*.

PLANCHE I.

Fig. 1. Branche n°. 12, à blessure rectangulaire, après 2 semaines; (p. 20, 22).

Fig. 2. Branche n°. 2, à blessure rectangulaire, après 6 semaines; (p. 20, 22). Les lignes blanches indiquent partout le milieu de la blessure.

Fig. 3. Branche n°. 14 (*Sanchesia*), à blessure rectangulaire, après 2 mois; voir aussi fig. 3 et 4, Pl. II; (p. 19, 36).

Fig. 4. Branche n°. 13, à blessure rectangulaire, après 2 mois; voir aussi fig. 1 et 2, Pl. II; (p. 36).

Fig. 5. Même branche que celle de la figure 2, à plus fort agrandissement; (p. 21).

Fig. 6. Branche n°. 15, à blessure rectangulaire, après 2 mois; le dessin du bois normal consiste en des lignes, faisant ici, par exception, un angle de 8 degrés environ, avec l'axe; (p. 16).

PLANCHE II.

Fig. 1. Branche n°. 13, à deux blessures superposées, après 2 mois; (la figure 4, Pl. I, se rapporte à la blessure inférieure de cette même branche); (p. 36).

Fig. 2. Figure schématique de la même branche; (p. 36).

Fig. 3. Branche n°. 14 (*Sanchesia*), analogue à la branche n°. 13, après 2 mois; (la figure 3, Pl. I, se rapporte à la blessure inférieure de cette même branche): (p. 20, 37).

Fig. 4. Figure schématique de la même branche; (p. 37).

Fig. 5. Surface interne de l'écorce de la branche n°. 17 (fig. 3, Pl. VI), prise d'un endroit situé entre deux des grandes blessures rectangulaires, à l'endroit indiqué dans la coupe fig. 4, Pl. VI, par *a*.

Au milieu de cette partie de l'écorce une lame mince avait été enlevée; (p. 8).

Fig. 6. Cinq coupes tangentielles, d'une série d'environ cent, du morceau de bois situé juste en dessous de la portion d'écorce de la figure 5; les numéros 37, 80 etc. indiquent le numéro d'ordre de ces coupes, en commençant à l'extérieur; (p. 6).

PLANCHE III.

Fig. 1. Branche n°. 6, vue de trois côtés, après 5 semaines; (p. 26).

Fig. 2 et 3. Parties de cette même branche, agrandies.

Fig. 4. Figure schématique de la branche n°. 6.

Fig. 5. Surface interne de l'écorce vivante d'une petite branche, munie d'une blessure rectangulaire en dessous d'une branche latérale. Les parties ombrées autour de ces deux endroits indiquent les endroits rouges par la présence de l'anthocyane: (p. 72).

Fig. 6. Figure schématique, représentant la surface externe d'une branche malade d'un arbre de noix muscade; la partie foncée était seul atteinte; (p. 73).

PLANCHE IV.

Fig. 1. Branche n°. 7, vue des deux côtés opposés, encore munie de l'écorce, après 5 semaines; (p. 28, 46).

Fig. 2. Même branche, après l'enlèvement de l'écorce.

Fig. 3. Même branche, à plus fort agrandissement.

Fig. 4. Figure schématique de la même branche.

Fig. 5. Coupe transversale du bois cicatriciel primaire de la même branche, à l'endroit où la figure 3 commence; (p. 17).

PLANCHE V.

Fig. 1. Branche n°. 8, vue de quatre côtés, après 2 mois et demi; (La figure schématique correspondante est la fig. 5, Pl. VII); (p. 39 et suivantes).

Fig. 2. Coupes à travers la même branche à la hauteur des trois blessures successives (la ligne de démarcation entre le bois développé avant et après la lésion est pointillée); (p. 42).

PLANCHE VI.

Fig. 1. Branche n°. 19, vue de quatre côtés, après 2 mois et 3 semaines; (la figure schématique de cette branche se trouve sur la planche VII, fig. 7); (p. 39 et suivantes).

Fig. 2. Quatre coupes à travers la même branche; *A*: à un endroit situé à 4 centimètres en dessus de la blessure supérieure (p. 41); I, II et III: à la hauteur des trois blessures successives; (p. 43).

Fig. 3. Branche n°. 17, vue des deux côtés opposés, après 2 mois et demi; (la figure schématique se voit dans la figure 6, Pl. VII); (p. 39 et suivantes).

Fig. 4. Coupe de la même branche entre les deux blessures supérieures. La portion *a* est celle de laquelle fut fait la série des coupes, dont 5 sont représentées dans la figure 6, Pl. II; (p. 6, 43).

PLANCHE VII.

Fig. 1. Branche n°. 18, après 2 mois et demi; la partie supérieure est encore munie de l'écorce; (p. 48).

Fig. 2. Même branche, entièrement dénudée de l'écorce, vue de 3 côtés.

Fig. 3. Coupes à travers la même branche. à la hauteur des trois blessures.

Fig. 4. Figure schématique de la même branche.

Fig. 5, 6, 7. Figures schématiques, se rapportant aux branches 8, 17 et 19 (représentées sur les planches V et VI).

PLANCHE VIII.

Fig. 1. Branche n°. 10, vue de trois côtés, après 5 mois et demi; (p. 49 et suivantes).

Fig. 2. Partie supérieure de la même branche, vue des deux côtés opposés.

Fig. 3. Portion de la même branche située en dessus du commencement de la blessure à spirale; (p. 50).

Fig. 4. Branche n°. 3, encore munie de l'écorce, après 5 semaines; (p. 45).

Fig. 5. Même branche dénudée.

Fig. 6. Figure schématique de la même.

PLANCHE IX.

Fig. 1. Partie supérieure des blessures de la branche n°. 1, après 1 mois et demi; (p. 24, 57, 59 et suivantes).

Fig. 2. Partie inférieure de la même branche; (p. 32, 61).

Fig. 3. Partie de milieu de la même branche, aussi visible dans la figure 1; (p. 26, 60).

Fig. 4. Figure schématique de la même branche.

PLANCHE X.

Fig. 1. Branche n°. 4, vue de trois côtés, après 1 mois et demi (voir aussi fig. 1, Pl. XI); (p. 58, 62 et suivantes).

Fig. 2. Partie de la même branche, encore visible dans la figure 1 (1), à plus fort agrandissement; *a* endroit de bifurcation du champ de combinaisons; (p. 64).

Fig. 3. Figure schématique de la même branche.

Fig. 4. Blessure inférieure (*A* de la figure schématique fig. 4, Pl. XI) de la branche n°. 9 (voir aussi les figures sur les planches XI et XII); (p. 66, 70).

Fig. 5. Coupe transversale passant par cette blessure, montrant le bourrelet double du bois aux deux côtés; (p. 66, 70).

Fig. 6. Coupe radiale de la partie de cette branche, située en dessus de la blessure *A* (voir la figure 4); (p. 66).

PLANCHE XI.

Fig. 1. Partie inférieure des blessures de la branche n°. 4; voir aussi les figures 1, 2 et 3 de la planche X; (p. 58, 62 et suivantes, 68).

Fig. 2. Partie analogue de la branche n°. 9; (voir aussi les figures des planches X et XII); (p. 64 et suivantes, 68).

Fig. 3. Partie de milieu de la même branche; (p. 68).

Fig. 4. Figure schématique de la même.

PLANCHE XII.

Fig. 1. Branche n°. 9, encore munie de son écorce, vue des deux côtés opposés; après 5 mois et demi; (p. 58, 64).

Fig. 2. Même branche, dénudée, vue de trois côtés; (p. 64).

Fig. 3. Coupes à travers la même branche dénudée, à la hauteur des chiffres correspondants dans la figure précédente; (p. 67, 70).

EINE BESONDERE FUNKTION DER DRÜSENSCHUPPEN IM FRUCHTKNOTEN VON CLERODENDRON MINAHASSAE MIQ.

VON

C. E. B. BREMEKAMP.

(Hierzu Taf. XIII).

HABERLANDT bemerkt in seiner „Botanischen Tropenreise" (S. 127 der zweiten Auflage), er habe bei *Spathodea campanulata* an den Blättern Drüsen gefunden, welche in ihrem Bau den Hydathoden an den Innenwänden des Kelches ganz ähnlich sind.

Die gleiche Erfahrung wird sich wahrscheinlich an allen Pflanzen mit Wasserkelchen machen lassen. Jedenfalls gilt es nach meinen Beobachtungen für *Clerodendron Minahassae*. Alle Teile dieser Pflanze sind von der gleichen Art Drüsenschuppen überdeckt. In derselben Ausbildung und Zahl wie auf den Innenwänden des Kelches findet man sie auf dessen Auszenwänden zurück [1]). Auszerdem kann man sie auf der Krone sowohl an der Innen- wie an der Auszenseite und im Innern des Fruchtknotens an den Placenten antreffen. Auch an den Blättern und Zweigen sind sie namentlich anfangs dicht gedrängt vorhanden; und wenn man Stadien untersucht, wo die

---

1) Die Angabe von KOORDERS, die Zahl der Drüsen auf den Auszenwänden des Kelches sei geringer als diejenige der Innenseite habe ich nicht bestätigen können. Zählungen an meinen Mikrotompräparaten ergaben keine Differenzen.

Drüsen eben angelegt sind und diese mit den übereinstimmenden des Kelches vergleicht, so findet man ihre Zahl pro Flächeneinheit in beiden Fällen ungefähr gleich. Allein, wo der Kelch bald darauf sein Wachstum einstellt, also auf einem mehr oder weniger embryonalen Stadium verharrt, die Blätter dagegen sich noch während geraumer Zeit vergröszern, da wird es nicht wundernehmen, dasz an den letzteren die Zahl später weit geringer erscheint.

Die Drüsenschuppen von Kelch und Krone, an den Zweigen und Blättern zeigen überall die gleiche Gestalt. Die am meisten von der Norm abweichenden sind wohl die schon von Koorders an der Auszenseite des Kelches, wie innen an dessen Grunde aufgefundenen, an einer bestimmten Art Nektarien erinnerenden schüsselförmigen Drüsen.

Eine ganz besondere Entwickelung erreichen sie jedoch im Fruchtknoten. Da dieses wohl einen sehr abweichenden Fall darstellt, der sich noch am nächsten anlehnt an dem Befunde bei *Citrus*, wo Emergenzen, welche dem Innenwande des Endocarps angehören, bei der Bildung des Fruchtfleisches die meist bedeutende Stelle einnehmen, sei es mir erlaubt im folgenden etwas näher auf diese Erscheinung einzugehen.

Wenn die Blüte sich öffnet, findet man im Fruchtknoten dasjenige Verhalten vor, wie man es bei einer Pflanze aus dem Verwandtschaftskreise der Verbenaceen erwarten soll. Die beiden Fruchtblätter sind mit ihren verwachsenen Rändern einwärts gebogen und an diesen Stellen zu mehr oder weniger schildförmigen Placenten ausgebreitet. Diese tragen jederseits eine grundständige Eiknospe, welche mit einem dicken Integumente und abwärts gerichteter Mikropyle versehen ist und von dem umgeschlagenen Rande der Placenta eingehüllt wird. Die Epidermiszellen an dessen äuszersten Saume sind papillös hervorgewölbt und reichlich mit Protoplasma ausgefüllt, zeigen somit ein drüsiges Aussehen. Diese Gewebedifferenzierung läszt sich von der Narbe ab durch den ganzen Griffelkanal hinunter verfolgen uns erstreckt sich über die Placenta bis an die Stelle, wo deren Saum sich der Mikropyle so dicht nähert dasz sie

diese fast erreicht. Offenbar markiert sie die Bahn, welche der Pollenschlauch bei der Befruchtung folgt.

Auszer diesem Streifen plasmareicher Zellen finden sich in der Epidermis der Placenta auch über die ganze Oberfläche zerstreut Zellen vor, welche gleichfalls durch Plasmareichtum und durch eine wenn auch geringere Hervorwölbung ausgezeichnet sind. Während die ersteren sich aber nicht weiter entwickeln, findet man diese in späteren Stadien als mehrzellige, schildförmige Drüsen zurück. Die Anlagen unterscheiden sich denn auch auf keinerlei Weise von denjenigen welche auf andern Teilen der Pflanzen vorkommen.

Die Entwicklung der Drüsen an der Innenseite der Placenta, somit in den vier von den Samenknospen eingenommenen Höhlungen, zeigt nun nichts auszerordentliches. Anders jedoch diejenige, welche sich auf den einander zugewendeten Seiten der Placenten befinden, also die, welche in die mittlere Höhle des Fruchtknotens hineinragen. Diese zeigen ein ganz auszergewöhnliches Wachstum und auch Teilungen, zumal in tangentieller Richtung, finden noch wiederholt statt. In der reifen Frucht stellt jede dieser Drüsen eine saftstrotzende Blase dar, deren Grösze diejenige einer normal ausgebildeten mehrfach übertrifft (Fig. 5 A und B). Zusammen bilden sie einen beträchtlichen Teil des Fruchtfleisches (Fig. 3).

Das unterliegende Gewebe bleibt hierbei jedoch auch nicht zurück. Durch stärkeres Wachstum und Zellteilung in den beiden am meisten peripheren Schichten entsteht eine bedeutende Zahl papillenartiger Emergenzen. Die Drüsen werden dadurch z. T. emporgehoben und kommen also in eine Lage, welche es ihnen ermöglicht den Raum besser auszunützen.

Über die weiteren Wachstumsvorgänge im Fruchtknoten kann uns ein Vergleich der Figuren 1, 2 und 3 belehren. Im Stiele der Placenta ist das Wachstum offenbar nicht bedeutend, die Flügel vergröszern sich dagegen um so mehr. Der Spalt, welcher die beiden Flügel von einander trennt, wird allmählig tiefer. In Fig. 1 eben merklich, tritt er in Fig. 2 schon deutlich hervor, und erlangt in Fig. 3 eine ansehnliche Ausdehnung.

In den angrenzenden Teilen der Placenta geht also ein starkes Wachstum vor sich. Wie aus den Figuren ersichtlich ist auch die Verlängerung der Flügel selbst sehr bedeutend.

Die reife Frucht zeigt meistens nur einen Stein mit einem Samen. Die drei anderen Samenknospen entwickeln weder Embryo noch Endosperm; ihr äuszeres Integument vergröszert sich aber noch bedeutend, obwohl es schlieszlich bei demjenigen der normalen Samenknospe zurückbleibt. Die Sklerifizierung vom Innenwande des Fruchtknotens und vom dem die Samenknospe einhüllenden Placentaflügel erfolgt bei diesen tauben Samenknospen gar nicht. Ihre zusammengepreszte Gestalt deutet darauf hin, dasz im Innern des Fruchtknotens in dieser Periode eine ansehnliche Spannung herrschen musz, deren Sitz man wohl in den oben beschriebenen stark vergröszerten Drüsen zu suchen hat. Dasz in ihnen wirklich eine bedeutende Spannung vorhanden ist, folgt auch daraus, dasz sie durch ihr Wachstum die anfangs fest aneinander gepressten Placenten[1]) auseinanderreiszen.

Die sogenannten falschen Scheidewände spielen keine bedeutende Rolle. Sie sind schon zur Zeit der Blüte (Fig. 1) deutlich sichtbar. Später wird ihre Oberfläche durch ungleiches Wachstum ein wenig roh. Ihre Emergenzen verflechten sich mit denjenigen der Placenten. Da die Frucht nicht aufspringt, ist damit ihre Funktion vollendet.

Das Fruchtfleisch der reifen Drupa zeigt sich also zusammengesetzt aus den oben beschriebenen und in ihren morphologischen Natur erkannten, zu einem saftreichen Gewebe zusammengedrängten, Drüsen, aus den Emergenzen der Placenten welche die Drüsen tragen, sowie aus den Placenten selbst, nebst den tauben Samenknospen.

1) Der in den Fig. 1 und 2 zwischen denselben angegebene Raum ist durch die Fixierung entstanden. Dasselbe gilt für die Räume zwischen den Drüsen in Fig. 4.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER SAPROPHYTEN JAVAS

VON

A. ERNST UND CH. BERNARD.

XIII. Zur Systematik von Burmannia tuberosa Becc.

VON

J. J. SMITH.

(Hierzu Tafel XIV).

Burmannia tuberosa Becc. Mal. I, 245, t. XIV, f. 1—4.

Rhizom vertikal, zylindrisch oder schwach spindelig, ca. 1—2 cm lang, 0.45 cm dick, dicht mit dachziegeligen, anliegenden, dreieckigen, aussen mit einer Längsverdickung versehenen Schuppen bedeckt und zahlreichen dünnen, bisweilen etwas verzweigten, bis ca. 7 cm langen Wurzeln. Blütenstand aufrecht. Pedunculus ca. 10—13.5 cm lang, mit ca. 5—6 anliegenden, lanzettlich dreieckigen, concaven, ca. 0.4—0.65 cm langen Schaftblättern und unterhalb der zweigabeligen Trugdolde mit einem ähnlichen, ca. 0.65—0.83 cm. langen Blatt. Trugdolde kurzästig, dicht, ca. 6—10-blütig. Brakteen nach oben hin kleiner werdend. Blüten aufrecht oder abstehend, sehr kurz, gestielt, dreiseitig, schwach sechsseitig, nach der Befruchtung länglich elliptisch, im ganzen ca. 0.725—0.85 cm lang; Stielchen dreiseitig, ca. 0.03—0.175 cm lang; Blütenhülle bleibend, ziemlich dick, oberhalb des Fruchtknotens ca. 0.35 cm lang, ausgespreizt ca. 0.45 cm breit. Kelchabschnitte 3, aufrecht, eirund dreieckig, stumpf, dick fleischig, am inneren Rande verbreitert und eingefaltet, concav, völlig ausgespreizt ungefähr halboval.

mit breiter Basis, ca. 0.125—0.13 cm lang. Petalen kleiner als die Sepalen, aufrecht, in der natürlichen Lage im Umriss oval, mit stark zurückgerollten Rändern daher sehr convex, abgerundet, papillös, dick, ausgespreizt breit oval, ca. 0.07 cm lang. Antheren 3 mit den Kelchabschnitten und Narben abwechselnd, sehr kurz gestielt, quer, ca. 0.07—0.075 cm breit; Konnektiv gross, am oberen Ende mit einem einwärts gebogenen kegeligen, auf dem Rücken der Anthere in 2 divergierende, flügelartige Längsleisten auslaufenden Zahn, am unteren Ende mit einer halbovalen Verdickung; Theken entfernt, nahezu kugelig, durch einen Querriss aufspringend. Fruchtknoten verkehrt kegelig, 3(—6)-seitig ca 0.3 cm. lang, 3-fächerig; Samenleisten achselständig, doppelt, dick, mit ∞ Samenanlagen; Griffel kurz, kantig, im ganzen ca. 0.23 cm lang; Narben 3, kurz und dick gestielt, divergierend, nierenförmig, mit einem Spitzchen, papillös. Frucht 6-seitig.

Hab. Neu Guinea: Ramoi (Becc.); Nepenthes-Hügel (G. M. Versteeg, n. 1290). — Borneo: M. Mattan (Becc. n. 1502, 402).

Die von Versteeg in Neu Guinea gesammelten, hieroben beschriebenen Exemplare weichen in verschiedener Hinsicht von Beccari's Beschreibung und Figuren der Borneo-Pflanze ab. Die Blütenstände sind meistens wenigerblütig, die Blüten etwas kleiner, die Petalen im Verhältnis zu den Sepalen grösser und der Griffel an der Spitze nicht oder kaum merkbar verdickt. In allen anderen Punkten stimmen die Pflanzen der beiden Fundorte sehr gut überein.

Da ich im Versteeg'schen Material nur eine geöffnete Blüte antraf, (die übrigen hatten schon Frucht angesetzt) und mir kein Exemplar von Borneo zur Vergleichung zu Dienste stand, folge ich vorläufig Beccari und betrachte die Pflanzen als identisch. Vielleicht ist die Pflanze von Neu-Guinea später als eine Varietät abzutrennen.

FIGURENERKLÄRUNGEN ZU TAFEL XIV.

Burmannia tuberosa Becc.

Fig. 1. Pflanze. $^{3}/_{1}$.
» **2.** Blüte. $^{7}/_{1}$.
» **3.** Befruchtete Blüte. $^{6}/_{1}$.
» **4.** Teil der Blütenhülle ausgespreizt. $^{13}/_{1}$.
» **5.** Antheren von vorn. $^{30}/_{1}$.

Fig. 6. Antheren von hinten. $^{35}/_{1}$.
» **7.** Pistill. $^{12}/_{1}$.
» **8.** Narbe. $^{21}/_{1}$.
» **9.** Querschnitt einer jungen Frucht. $^{13}/_{1}$.

XIV. Äussere und innere Morphologie von Burmannia tuberosa Becc.

von

CH. BERNARD und A. ERNST.

(Hierzu Tafel XV—XVIII).

Von *Burmannia tuberosa* Becc. wurden uns einige Pflanzen zur Untersuchung übergeben, die von dem Botaniker der Expedition LORENTZ, Dr. VERSTEEG, in Neu-Guinea eingesammelt und in gewöhnlichem Alkohol konserviert worden waren. Selbverständlich reichte dieses Material, auch in Anbetracht der ungenügenden Fixierung nicht aus, um ein eingehendes Studium der embryologischen Entwicklung und ihrer cytologischen Details zu ermöglichen, dagegen hat es uns erlaubt, innere und äussere Morphologie der vegetativen Teile dieser Pflanze festzustellen. Wie für die von uns untersuchte *Thismia*-Art aus der Sammlung VERSTEEG, lassen sich auch hier die Lücken im embryologischen Kapitel durch den Vergleich mit den untersuchten Arten aus der javanischen Flora überbrücken. Für *Burmannia tuberosa* speziell kommt die Vergleichung mit der offenbar sehr nahe verwandten *B. Championii* in Betracht.

B. tuberosa scheint in den von der Expedition LORENTZ durchstreiften Regionen Neu-Guineas ziemlich häufig zu sein. Möglich ist auch, dass sie der ansehnlichen Dimensionen und hellen Farbe wegen die Aufmerksamkeit des Sammlers leichter auf sich lenkte als andere Saprophyten. Jedenfalls waren in den Sammlungen VERSTEEG's von dieser Art eine grössere Anzahl von Pflanzen in verschiedenen Stadien der Entwicklung vorhanden, als von anderen der eingesammelten und uns zur Verfügung gestellten Saprophyten.

Die unterirdischen Organe von *B. tuberosa* bestehen, wie aus der im vorigen Abschnitt von J. J. Smith gegebenen Beschreibung hervorgeht, aus einem ungefähr zilindrischen oder spindelförmigen Rhizom. Es liegt ziemlich vertikal im Boden und ist von zahlreichen, auf Spirallinien dachziegelartig gruppierten Schuppen bedeckt, zwischen welchen über die ganze Oberfläche verteilt lange, haarförmige Wurzeln ihren Ursprung nehmen. Aus dem oberen Ende des Rhizoms erhebt sich ein ziemlich langer, oberirdischer Blütenspross, welcher zerstreut einige schuppenförmige Blätter trägt und mit einer Gruppe von sechs bis zehn fast sitzender Blüten endet.

Die langen, feinen *Wurzeln* sind spärlich verzweigt. Alle Wurzeln und Seitenwürzelchen unseres Materiales waren unglücklicherweise unvollständig oder an den Enden zerbrochen, sodass es unmöglich war, das Vorkommen oder Fehlen einer Wurzelhaube festzustellen. Doch liessen äusserer Bau und innere Struktur dieser Organe auch ohne die wichtigen Merkmale der Vegetationsspitze nicht den geringsten Zweifel an der Wurzelnatur derselben aufkommen. Es muss aber leider dahingestellt bleiben, ob die Wurzeln von *B. tuberosa* demselben haubenlosen Typus angehören, den wir bei *B. Championii* festgestellt haben. Wurzelquerschnitte (Fig. 1, Taf. XV) zeigen einen Zentralzilinder von sehr kleinem Durchmesser inmitten eines ziemlich stark entwickelten Rindengewebes. Die Epidermis (Fig. 1 u. 3, Taf. XV) besteht aus sehr grossen, mit quersegmentierten Pilzfäden erfüllten Zellen. Diese Mykorrhizaschicht der Wurzel ist ausserordentlich brüchig, an den meisten Handschnitten wird sie durch das Rasiermesser völlig zerdrückt oder zerrissen, da ihre Zellen sehr dünne Wände haben und selbst die Aussenwand weder verdickt noch kutinisiert ist. Im Rindengewebe sind alle Zellen völlig frei von Mykorrhiza, enthalten also weder die dicken, durchsichtigen Pilzfäden, noch die unregelmässig geformten, dunkeln Körper, welche wir in der Wurzelrinde anderer Arten vorgefunden haben. Der endotroph lebende Pilz erscheint bei *B. tuberosa* in allen Zellen in derselben Form und Ausbildung. Diese so verschiedenartige Disposition und

Ausbildung der pilzhaltigen Zellen bei Arten und Gattungen derselben Familie ist von Interesse und wird Gegenstand einer besonderen vergleichenden Studie sein.

In der Ausbildung der Wurzelrinde stimmt *B. tuberosa* vor allem mit den grünen *Burmannia*-arten überein. Johow (1889) hat fast völlig übereinstimmende Details für die Wurzelrinde der grünen *Burmannia capitata* angegeben, welche er zum Vergleich mit den saprophytischen Burmanniaceen Westindiens studiert hatte, ferner sei an Engler's [1]) Beschreibung der Wurzelanatomie von *B. bicolor*, die Angaben Colozza's [2]) über *B. disticha* und unsere eigene Beschreibung von *B. coelestis* (1912. XI. S. 224) erinnert. Abgesehen von dieser Übereinstimmung in der Ausbildung der Wurzelrinde stimmt *B. capitata* auch in der Ausbildung der Epidermis, der Endodermis und des Zentralzilinders fast vollständig mit *B. tuberosa* überein, obschon sich die beiden Arten in ihrer ganzen Lebensweise unterscheiden und *B. capitata* auch kein Rhizom besitzt, das demjenigen von *B. tuberosa* zu vergleichen wäre.

Unter der grosszelligen Epidermis von *B. tuberosa* folgt zunächst eine Schicht kleiner, polygonaler Zellen, welche auf Querschnitten in tangentialer Richtung etwas gestreckt erscheinen (Fig. 1, Taf. XV). Da auch die nächstfolgende Zellschicht wieder aus sehr grossen Zellen besteht, so erscheint die subepidermale Zellschicht wie zusammengedrückt. Auch die Zellen der zweiten subepidermalen Schicht bilden noch eine ununterbrochene Zelllage, die nun ihrerseits mit der Endodermis durch drei oder vier ein- bis dreischichtige Radialbalken runder Zellen verbunden ist, deren Durchmesser von der Peripherie gegen das Zentrum hin sehr rasch abnimmt. Zwischen diesen Strahlen sind Lufträume vorhanden, deren lysigener Ursprung an den zahlreichen Resten von Zellwänden erkennbar ist.

Die Zellen der innersten Rindenschicht bilden als *Endodermis* (Fig. 1 u. 2, Taf. XV) eine Scheide, deren Radial- und Innen-

---

1) Engler, A., *Burmanniaceae* in »Natürliche Pflanzenfamilien" II. 6. S. 44.

2) Colozza, A., Contributo allo studio anatomico delle Burmanniaceae. Bullettino della Società botanica italiana. 1910. S. 113.

wände stark C-förmig verdickt sind. Die Verdickungen sind noch viel stärker ausgeprägt als bei *B. capitata* und erinnern an die von uns studierten Strukturen bei *B. Championii* und *B. coelestis*.

Auch die Ausbildung des Zentralzilinders (Fig. 2, Taf. XV) der Wurzeln von *B. tuberosa* ist bemerkenswert. Nach den bisherigen Untersuchungen ist seine Ausbildung innerhalb der Burmanniaceen verschieden.

Einen sehr einfachen Bau zeigt der Zentralzilinder nach JOHOW [1]) bei den von ihm untersuchten *Gymnosiphon trinitatis* und *Apteria setacea*: „Er weist im Querschnitt im ganzen 21 Elemente auf, von denen eines, welches die anderen an Weite etwas übertrifft, central gelegen ist, während die übrigen in zwei regelmässigen, concentrischen Ringen von je 10 um jenes gruppiert sind. Alle diese Elemente sind verholzt; in der Längsansicht erweisen sie sich sämtlich als einfach getüpfelte, langgestreckte Tracheiden". Eine Zurückführung dieses Leitbündelbaues auf den gewöhnlichen Typus ist nach seinen weiteren Ausführungen unmöglich, „denn die Unterschiede von Pericambium, Grundgewebe, Holz- und Bastteilen sind hier spurlos verschwunden."

Auch nach der Untersuchung weiterer Formen schreibt JOHOW [2]) wieder: „Bei den chlorophyllfreien Burmanniaceen finden wir durchweg eine sehr einfache, durch weitgehende Reduktion besonders der Gefässbündelteile ausgezeichnete Wurzelstruktur... Die untersuchten Arten besitzen einen von einer stark verdickten und verholzten Endodermis umschlossenen Zentralzilinder, der sich aus einem einzelnen zentral gelegenen, etwas breiteren Element und zwei konzentrisch um dasselbe gruppierten Ringen kleinerer, unter sich gleichartiger Zellen zusammensetzt. Das zentral gelegene Element ist ein Spiralgefäss,

---

1) JOHOW, F., Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. S. 426.

2) JOHOW, F., Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889. S. 495.

die peripherischen Elemente sind langgestreckte, einfach getüpfelte Tracheiden mit verholzten Membranen. Die Zahl aller Elemente des Zentralzilinders beträgt bei *Gymnosiphon refractus* und *Dictyostegia orobanchioides* 13, bei *Gymnosiphon trinitatis* 21, bei *Apteria setacea* 12—19".

Für die grüne *B. capitata* hat *Johow* (1889, S. 496) angegeben, dass die rings um die drei zentralen Gefässe gelegenen Elemente des Zentralzilinders sich ebensowenig in Holz-, Bast- und Pericambiumteile unterscheiden liessen wie bei den von ihm untersuchten chlorophyllfreien Arten. Ihre Zahl soll auch je nach der Dicke der Wurzeln verschieden, zuweilen sogar auf eine einzige Ringlage beschränkt sein. Es ist schon früher betont worden, dass bei den grünen, wie bei den chlorophyllfreien ostindischen Burmanniaceen zum Teil abweichende Verhältnisse vorliegen.

Die Unterschiede betreffen sowohl die Zahl der Elemente, welche nach Johow bei den einzelnen Arten konstant sein soll, wie auch die Natur und die Anordnung derselben. Während nach Johow z. B. die Endodermis von *Gymnosiphon trinitatis* ausnahmslos 10 Zellen umfassen soll, haben wir bei *B candida* (1911. VIII, S. 89) 12—16 zellige Endodermen festgestellt, bei *B. Championii* dagegen ziemlich konstant 8 Zellen vorgefunden. Bei *B. coelestis* besteht die Endodermis aus 10—12 unter sich dicht zusammenschliessenden Zellen (1912. XI, S. 226) und bei *B. tuberosa* schwankt ihre Zahl wieder von 15—19. Ebensowenig ist die Anzahl und Natur der Zellen des Zentralzilinders konstant. Genaue Feststellungen hierüber sind nicht leicht. Dies hat uns auch veranlasst, für den Zentralzilinder von *B. Championii* anzugeben, dass dessen Inneres fast ausschliesslich aus Hadromelementen bestehe, ohne deren Natur näher zu präzizieren. Durch das Studium von Quer- und Längsschnitten und die Anwendung verschiedener Reagentien ist es uns möglich geworden, für *B. tuberosa* zu bestimmteren Resultaten zu gelangen. Mikrotomschnitte wurden mit Haematoxylin gefärbt und andere, nach oder ohne Vorbehandlung mit Javelle'scher Lauge, der Einwirkung des Genfer Reagens unterworfen, sodass wir in der

Lage waren, sowohl die Membranen wie den Inhalt der Zellen genau zu studieren.

So haben wir festgestellt, dass bei *B. tuberosa* im Zentrum des Zentralzilinders ein bis vier Elemente vorkommen, deren Wände nach Behandlung mit dem Genfer Reagens heller und lebhafter gelb erscheinen als diejenigen der umgebenden Zellen. Aus der Untersuchung von Längsschnitten geht deutlich hervor, dass hier wirkliche Gefässe mit typisch ausgebildeten, spiraligen Verdickungsleisten vorkommen. Um diese Gefässgruppe findet sich eine nicht genau fixierte Zahl von in zwei bis drei Zellschichten angeordneten Zellen. Abgesehen von einer äussersten Zellschicht, welche als typischer Perizykel zu deuten ist, sind diese Zellen längsgestreckt und haben auf Längsschnitten den Habitus kurzer Fasern. Wir fassen diese Elemente als faserartige, aber parenchymatische Zellen mit mehr oder weniger verdickten Wänden auf, die einfache Tüpfel besitzen. Sie besitzen einen lebenden Inhalt und sind gewissermassen *Ersatzfasern*, welche in sich gewisse Eigenschaften von lebenden Parenchymzellen, Faser- und Sklerenchymzellen vereinigen. Wäre es möglich gewesen, auch jüngste Wurzelpartien zur Untersuchung heranzuziehen, in denen die Gewebedifferenzierung noch nicht so weit vorgeschritten ist, so hätte diese Untersuchung unsere Auffassung sicherlich bestätigt.

Es ist sehr schwierig, zwischen diesen englumigen Elementen mit mehr oder weniger verdickten Membranen, Zellen zu unterscheiden, welche als Elemente des *Phloëms* aufgefasst werden können. Auch hiefür wäre die Untersuchung jüngster Wurzelpartien viel günstiger gewesen. Dennoch haben wir darüber einige Beobachtungen machen können, welche die Frage nahe legen, ob bei denjenigen Burmanniaceen, bei denen bis jetzt keine typischen Bastelemente nachgewiesen werden konnten, bei Anwendung gewisser technischer Vorsichtsmassregeln nicht doch positive Resultate zu erzielen gewesen wären. In Schnitten durch Wurzeln von *B. tuberosa*, die ohne Vorbehandlung mit Javelle'scher Lauge sorgfältig gefärbt wurden, haben wir das Vorkommen von meistens drei Gruppen aus kleineren Zellen

wahrnehmen können, welche dichten Inhalt aufweisen und jedenfalls als Bastelemente zu deuten sind. Da diese Gruppen in der Regel nur aus ein oder zwei, sehr selten aus drei Zellen bestehen und deren dünne Wände, welche bei Ausführung der Genfer Reaktion eine hellrote Färbung annehmen, an die dickeren und intensiv gelbbraun gefärbten Wände der Sklereiden anschliessen, fallen sie nur wenig auf. Immerhin ist es nicht unmöglich, den Zellulosecharakter ihrer Wände festzustellen, im besonderen wenn die Aufmerksamkeit schon infolge des dichten Inhaltes auf diese kleinen Zellen gelenkt worden ist.

An der Peripherie des Zentralzilinders bildet eine besondere Zellschicht einen deutlichen *Perizykel*. Seine Zellen sind unter sich alle gleich und erscheinen auf Querschnitten fast genau polygonal, in tangentialer Richtung etwas abgeplattet und in regelmässiger Alternanz mit den Zellen der Endodermis. Ihre Membranen sind dünner als diejenigen der nach innen folgenden Faserzellen. Die Ausbildung eines deutlichen Perizykels ist besonders auffallend, da derselbe anderen Pflanzen derselben Familie, selbst den der *B. tuberosa* nahe stehenden Arten, entweder vollkommen fehlt oder doch viel weniger deutlich ist.

Wir finden also bei *B. tuberosa*, *B. Championii* und anderen Burmanniaarten ein Wurzelsystem, dessen geringe Entwicklung ebensowohl der Zartheit der ganzen Pflanze und der geringen Grösse ihrer Organe als der besonderen Lebensweise zugeschrieben werden kann. So ist bei der grünen *B. coelestis* die Wurzelstruktur kaum komplizierter als bei *B. Championii*. Auch der Einfluss des Bodens scheint auf die Ausbildung der verschiedenartigen Typen, die wir bis jezt untersucht haben, nicht so bedeutend zu sein wie von Johow hervorgehoben wird, der (1885, S. 422) schreibt: „Es scheint eine durchgreifende Regel zu sein, dass die korallenförmige Gestalt des Wurzelsystems sich nur bei solchen Saprophyten findet, welche auf festem Lehmboden wachsen und dass die andere Form den in lockerem Humusboden vegetierenden Arten eigentümlich ist". Damit lassen sich mehrere unserer eigenen Befunde nicht in Einklang bringen.

In dem lockeren Humusboden des Djungels von Depok kommt der koralloide Wurzeltypus von *Thismia clandestina* neben dem völlig normal entwickelten Wurzelsystem von *Epirrhizanthes zylindrica* zur Entwicklung. In dem noch leichteren Humus der Tjiapoes-Schlucht finden wir *B. candida* mit ihren fleischigen Wurzeln; in dem schweren Lehmboden verschiedener Bambuswäldchen in der Umgebung Buitenzorg's dagegen *B. Championii* mit verdicktem Rhizom und fadenförmigen Wurzeln, *Epirrhizanthes elongata, Cotylanthera tenuis, Sciaphila*-Arten u.s.w., alles Pflanzen ohne koralloides Wurzelsystem, daneben allerdings wieder Orchideen, im besonderen *Didymoplexis*-arten, mit unterirdischen, korallenförmigen Organen. In der Umgebung des Dorfes Tjitjoeroek mit sehr schwerem Lehmboden finden sich ferner *Sciaphila*-Arten, *B. Championii, Thismia javanica, Didymoplexis,* also wiederum Typen mit sehr verschiedenartiger Wurzelentwicklung.

Die Wurzeln von *B. tuberosa* entspringen einem fleischigen *Rhizom* (Fig. 4—8. Taf. XV u. XVI), das fast völlig senkrecht im Boden orientiert und mit Blattschuppen bedeckt ist. Seine Struktur ist sehr eigentümlich. Unter den von Johow untersuchten westindischen Burmanniaceen fand sich leider keine Form vor, welche eine ähnliche Gestaltung der unterirdischen Organe aufgewiesen hätte. Wir sind also in Bezug auf die innere Struktur dieses Rhizoms völlig auf den Vergleich mit anderen ostindischen Arten angewiesen. In grossen Zügen stimmt der innere Bau des Rhizoms von *B. tuberosa* mit demjenigen von *B. Championii* überein, dessen Rhizom bei kleineren Dimensionen auch ungefähr ähnliche Gestalt aufweist. Es ist von einer gut differenzierten Epidermis umgeben (Fig. 5 u. 6, Taf. XV), die sich im Querschnitt aus sechseckigen Zellen zusammensetzt, deren Aussenwand schwach vorgewölbt ist und eine gut entwickelte Kutikula besitzt. Die Seitenwände dieser Zellen sind verdickt, weisen aber zahlreiche, verdünnte Stellen auf, welche von der Fläche gesehen gestreckte Tüpfel darstellen.

Aehnlich gebaute Wände besitzen auch die Epidermiszellen der Rhizomschuppen. Unter der Epidermis folgt eine stark

entwickelte Rinde (Fig. 4, Taf. XV), deren Zellen reichlich Stärke enthalten. Das gleiche ist auch im Markgewebe der Fall. Die Zellen der peripherischen Rindenschichten sind polygonal und lassen zwischen sich nur unmerkliche Interzellularen frei. Nach innen hin runden sie sich ab und nehmen grössere Dimensionen an, werden indes wieder kleiner und polygonal oder fast rechteckig gegen den zentralen leitenden Strang hin.

Von einem eigentlichen *Zentralzilinder* kann nicht gut gesprochen werden, wenigstens ist weder eine scharf ausgeprägte Endodermis, noch ein das Leitungssystem umgebender Perizykel vorhanden. Die Gesamtheit der Fibrovasalgruppen wird einfach von zwei oder drei Schichten kleinerer Rindenzellen umschlossen. Die Fibrovasalgruppen selbst bilden keine isolierten Stränge, sondern formen einen dichten, fast ununterbrochenen Ring, welcher nur stellenweise und unregelmässig durch schmale Parenchymstreifen durchbrochen wird. Diese sind wie Markstrahlen aus ein oder zwei radial verlaufenden Zellreihen zusammengesetzt und stellen eine Verbindung von Rinde und Mark her. Die Zellen dieser Strahlen sind klein, nehmen aber innerhalb der Reihen sowohl gegen das Mark als auch gegen die Rinde hin an Grösse zu. An den Austrittstellen der Wurzeln (Fig 4a, Taf. XV) ist die Unterbrechung des Leitbündelringes eine beträchtlichere.

Die Leitbündel bilden mehr oder weniger umfangreiche Gruppen, in denen verholzte mit parenchymatischen Elementen untermischt sind. Die Differenzierung dieser Bündel findet zentrifugal statt. Sie besitzen auf der Innenseite deutlich unterscheidbare Initialen, denen sich englumige Gefässe anschliessen, dann weite *Gefässe* und Zellen mit weitem Lumen und spiraligen oder ziemlich unregelmässig netzfaserförmigen Verdickungsleisten der Wände. Diese letzten Elemente gehören nicht eigentlichen *Tracheen* an, sie sind nicht stark verlängert und schliessen auch nicht zu deutlichen Reihen zusammen. Es ist also wohl vorzuziehen, dieselben als *Tracheiden* zu bezeichnen. Aehnliche Elemente mit variirender Ausbildung und Anordnung finden sich auch im Gefässteil der Rhizomschuppen wieder.

Ausserhalb dieses Holzringes und von ihm mindestens durch eine Schicht kleiner parenchymatischer Zellen getrennt finden sich kleine, häufig recht unscheinbare Gruppen, welche aus zwei bis drei sehr kleinen *Bast*elementen bestehen. Sie könnten leicht mit den benachbarten Parenchymzellen verwechselt werden, wenn ihre Wände nicht leicht verdickt und lebhafter gefärbt wären und ihr Inhalt nicht etwas dichter erschiene.

Noch muss eine Anomalie des Rhizoms von *B. tuberosa* hervorgehoben werden, die beim ersten Anblick eigentümlich berührt. Ausserhalb der Parenchymzellschicht, in welcher die Bastelemente eingebettet liegen, folgen nochmals mehr oder weniger grosse und dicht zusammenschliessende Bündel, welche ähnlich wie diejenigen des inneren Ringes zusammengesetzt sind. Stellenweise fehlt dieser äussere Ring vollständig, anderswo besteht er aus ziemlich grossen, aber getrennten Gruppen und wieder anderwärts endlich ist er fast vollständig geschlossen.

In einigen Fällen haben wir ausserhalb der Holzteile dieses Ringes auch weitere Bastelemente, allerdings nur in kleiner Anzahl aber typischer Ausbildung feststellen können (Fig. 7, Taf. XV). Es sind hier also weitere zusammengesetzte Leitbündel vorhanden, die nach unserer Ansicht als *Blattspurstränge* in die Schuppen eintreten oder aus diesen in die Achse übergehen. Diese Auffassung erklärt ihre unregelmässige Anordnung und ungleiche Ausbildung. Auch die Seltenheit der Bastelemente steht dieser Auffassung nicht entgegen, denn auch in den Bündeln der Rhizomschuppen haben wir nur selten die Anwesenheit von Phloëmelementen feststellen können.

Die *Rhizomschuppen* von *B. tuberosa* (Fig. 9—12, Taf. XVI) können in ihrer Struktur mit derjenigen der homologen, allerdings zerstreut und nicht in dachziegelartiger Deckung stehenden Schuppen von *B. Championii* verglichen werden. Von diesen sagten wir (1911. VIII. S. 94): „Die kleinen Blattschüppchen, die am Rhizom von *B. Championii* sitzen, unterscheiden sich von den übrigen Blättern durch etwas dickwandigere Epidermiszellen, eine noch weiter gehende Reduktion des Blattzwischengewebes und eine auffallende Vermehrung der wasserleitenden

Elemente im Leitbündel. In einzelnen der kleinen Schuppen wiegen dieselben häufig derart vor, dass das ganze Innengewebe aus Tracheiden mit spiraliger Membranverdickung zu bestehen scheint." Auch bei *B. tuberosa* unterscheidet sich die Struktur der Rhizomschuppen von derjenigen der Blätter. Das Mesophyll ist stärker reduziert, der Blattrand besteht nur aus einer dünnen, aus beiden Epidermen zusammengesetzten Lamelle (Fig. 10, Taf. XVI). In der Medianen sind die Schuppen ziemlich dick, sodass das Leitbündel jederseits von der Epidermis durch einige Parenchymzellschichten getrennt ist (Fig. 9, Taf. XVI). Der leitende Strang selbst ist ziemlich gut entwickelt, ohne allerdings die kräftige Ausbildung zu erreichen, welche für *B. Championii* angegeben worden ist. Bastelemente konnten wir in demselben nicht nachweisen; dagegen eine starke Gruppe ähnlicher Holzelemente, wie sie für die Rhizombündel beschrieben worden sind. Auch hier sind die engen Gefässe und die weitlumigen Tracheiden mit parenchymatischen Elementen untermischt, welche beträchtlich kleiner sind als diejenigen des umgebenden Mesophylls. Ein solcher Reichtum an wasserleitenden oder wasserspeichernden Elementen in kleinen und im ständig feuchten Boden vorkommenden Organen ist auffallend. Ebenso fällt die Ausbildung der äusseren Epidermis auf, deren Zellen (Fig. 11, Taf. XVI) leicht papillenartig vorgewölbt sind und deren verdickte Radialwände ähnliche Tüpfel aufweisen wie die Epidermis des Rhizoms. Auch die Aussenwand dieser Zellen ist stark verdickt und von einer allerdings nur dünnen Kutikula überzogen. Die Epidermis der inneren Schuppenseite hat weniger verdickte Zellwände, ihre Aussenwand ist nur schwach kutikularisiert und auch die übrigen Besonderheiten der äusseren Epidermis fehlen. Infolge ihrer Zartheit ist übrigens die Untersuchung der Rhizomschuppen recht schwierig. An dicken Schnitten sind die Innenzellen mit ihren Verdickungen nur schwer zu beobachten und scheinen die Form von Fasern zu haben; auf Längsschnitten oder nach Mazeration ganzer Schuppen kann man sich aber davon überzeugen, dass in diesem Schuppenbündel kurze oder verlängerte Tracheiden

mit deutlich ausgeprägten Membranverdickungen vorkommen.

Der *Scheitel des Rhizoms* geht in den oberirdischen Teil der Pflanze über (Fig. 13—18, Taf. XVI u. XVII). Dieser erreicht in der Regel etwa 12 cm Länge und trägt eine kleine Anzahl ebenfalls rudimentärer, aber zerstreut stehender Blätter. In ihrem inneren Bau unterscheidet sich die oberirdische Achse von *B. tuberosa* auf den ersten Blick von derjenigen von *B. candida* und von *B. Championii* durch die starke Entwicklung der mechanischen Scheide, welche vielfach noch schärfer hervortritt, als es bei *B. coelestis* der Fall ist. Hier (1912. XI. S. 228) finden wir zwei Lagen von Faserzellen; auch bei anderen nicht saprophytischen Burmanniaceen, wie bei *B. capitata* nach Johow, sind zwei Schichten von Sklerenchymzellen vorhanden nebst einer dritten, inneren Zellschicht, an der wenigstens noch die Aussen- und Radialwände mehr oder weniger verdickt sind.

Der Querschnitt durch die *oberirdische Achse* von *B. tuberosa* (Fig. 13, Taf. XVI) ist unregelmässig kreisförmig. Die Aussenwand ihrer Epidermiszellen ist geschichtet, stark collenchymatisch entwickelt und an der Oberfläche von einer gut entwickelten Kutikula überzogen (Fig. 14, Taf. XVII). Zwischen den senkrecht zur Oberfläche gestreckten Epidermiszellen und den Zellen der folgenden subepidermalen Schicht sind grosse Interzellularspalten vorhanden. Das parenchymatische Rindengewebe umfasst 7—10 Zellagen. Die einzelnen Zellen selbst sind mehr oder weniger abgerundet und von ungleicher Grösse (Fig. 15, Taf. XVII). Auf die innerste, aus etwas kleineren parenchymatischen Zellen bestehende Rindenzellschicht folgt plötzlich eine Schicht aus dickwandigen Zellen. Ihre Wände nehmen bei Behandlung mit dem Genfer Reagens Gelbfärbung an und lassen zahlreiche, spaltenförmige Tüpfelkanäle erkennen. Es weisen diese Zellen alle Eigenschaften eines typischen *mechanischen* Gewebes auf. Sie sind spindelförmig verlängert und, wie auf Längsschnitten deutlich zu erkennen ist, vom charakteristischen Aussehen der *Bastfasern.* Auch in späteren Stadien sind sie noch mit lebendem Inhalt versehen und es ist leicht, in ihrem wandständigen Plasma den grossen, mehr oder weniger linsenförmigen Zellkern

wahrzunehmen (Fig. 16, Taf. XVII). Nach innen folgen noch zwei weitere Schichten ähnlicher Elemente, deren Wände noch mehr verdickt und noch deutlicher verholzt erscheinen. Auf Querschnitten haben die Zellen dieser inneren Schichten denselben Durchmesser wie diejenigen der äusseren Schicht. Eine Ausnahme machen nur die unmittelbar ausserhalb der Leitbündel liegenden Gruppen. Diese sind von wesentlich geringerem Durchmesser und gehen allmählich in engere Sklereiden über, welche sich zwischen den Phloëmgruppen (Siebröhren und Phloëmparenchym) entwickeln und oft bis zum Holz vordringen. Der mechanische Gewebezilinder ist also nach aussen regelmässig abgegrenzt, nach innen hin aber gewellt und umhüllt je nach dem Alter der betreffenden Stengelpartie mehr oder weniger stark die Aussenseite der Fibrovasalbündel.

Zwischen den Gefässgruppen geht der Sklerenchymzilinder unmerklich in das Mark über. In zwei oder drei Zellschichten nimmt die Membrandicke mehr und mehr ab, ebenso der Grad der Verholzung. In einer letzten Zellschicht haben die Aussenwände noch durchaus sklerenchymatischen Charakter, während die Innenwände gegen das Mark hin unverdickt sind und aus Zellulose bestehen. Das Mark füllt den ganzen Innenraum des Stengels aus. Seine Zellen (Fig. 17, Taf. XVII) stimmen in der Gestalt mit denjenigen der Rinde überein, nur dass sie (Fig. 13, Taf. XVI) gegen die Mitte hin immer grösser werden. Ihre Wände sind unmerklich dicker als diejenigen der Rindenzellen, Plasma und grosser Kern (Fig. 17, Taf. XVII) sind deutlich vorhanden. Die Anordnung der mechanischen Scheide und der eingesenkten Leitbündel stimmen bei *B. tuberosa* also ziemlich genau mit den Verhältnissen überein, welche wir für die grüne *B. coelestis* beschrieben haben.

Die *Leitbündel* sind kollaterale Fibrovasalstränge, die in den älteren Partien des Stengels der Innenseite des mechanischen Gewebezilinders völlig eingefügt sind. Ihre Zahl ist verschieden, ebenso diejenige der sie zusammensetzenden Elemente. Meistens sind 16 bis 20 Bündel vorhanden, von denen einige nur aus einer kleinen, andere aus einer beträchtlichen Anzahl von Ele-

menten zusammengesetzt sind. In den letzteren sind Hadrom- und Leptomelemente schwer voneinander zu unterscheiden. Leichter ist diese Aufgabe in den kleineren Bündeln junger Stengelpartien. Hier gelingt es, sich davon zu überzeugen, dass das einzelne Bündel aus einer Gefässgruppe mit dem Mark zugekehrten Vasalprimanen besteht. Die umgebenden Parenchymzellen unterscheiden sich von den übrigen Elementen des Markes durch geringere Dimensionen. Eine Schicht ähnlicher parenchymatischer Zellen trennt auch den Holzteil vom Bastteil, der ebenfalls sehr schwach entwickelt ist. Die Wände der Bastelemente färben sich mit dem Genfer-Reagens intensiver rot als diejenigen des Parenchyms. Die Phloëmgruppen sind voneinander durch ähnliche Parenchymzellen getrennt wie vom mechanischen Gewebe. Es ist leicht verständlich, dass die wenigzelligen Bastgruppen nur noch schwer erkennbar sind, wenn im Verlaufe der Gewebedifferenzierung die parenchymatischen Elemente ihre Wände mehr und mehr verdicken.

Die *Blätter* des oberirdischen Sprossteils (Fig. 19—24, Taf. XVII u. XVIII) sind als dreieckige, in der Mittellinie etwas verlängerte Schuppen entwickelt. Im inneren wie im äusseren Bau derselben ist der Einfluss der saprophytischen Lebensweise unverkennbar. Das ist auch leicht verständlich, da mit dem Uebergang einer autotrophen Pflanze zum Saprophytismus die der Assimilationstätigkeit dienenden Gewebe weitgehend reduziert werden und dies von Einfluss auf den ganzen übrigen Bau der Blätter ist. Schon in der Durchsicht der Blätter ist der einzige Strang wahrnehmbar, der als Mittelrippe bis in die äusserste Spitze des Blattes verläuft. Er setzt sich aus spiralig und ringförmig verdickten Elementen znsammen, wobei gegen die Spitze hin ringförmig verdickte Elemente überwiegen. Die Epidermis (Fig. 23, Taf. XVIII) besteht aus stark verlängerten Zellen, deren Kerne deutlich sichtbar sind. Spaltöffnungsapparate fehlen vollständig.

Die beiden Blattepidermen zeigen, wie aus der Untersuchung von Querschnitten hervorgeht, unter sich gewisse Verschiedenheiten. Die Zellen der *unteren* Epidermis (Aussenseite des Blattes) sind gross und in der Radialrichtung gestreckt, ihre Radialwände

dünn, die Aussenwand dagegen verdickt, kutikularisiert und collenchymatisch ausgebildet (Fig. 21, Taf. XVII). Die *obere* (Innenseite des Blattes) Epidermis besitzt kleinere, gerundete Zellen (Fig. 22, Taf. XVIII), deren Wände nur wenig verdickt und auch nur schwach kutikularisiert sind. Der äusseren, stärker ausgebildeten Epidermis kommt ersichtlich eine schützende Funktion zu, während eine solche der inneren Epidermis abgeht.

Das aus grossen, runden Zellen bestehende *Mesophyll* ist zwischen den beiden Epidermen bis an den Blattrand hin ziemlich stark entwickelt (Fig. 19 u. 20, Taf. XVII). Es lässt weder nach der einen noch der anderen Epidermis hin in Form und Grösse der Zellen eine palissadenähnliche Ausbildung erkennen. Auch im Mesophyll der oberirdischen Blätter haben wir weder Stärkeeinschlüsse noch Ca-oxalat Ausscheidungen aufgefunden.

Das *Leitbündel* nimmt einen beschränkten Raum unter der oberen Epidermis ein und ist in einer Gruppe kleinzelliger Mesophyllzellen eingeschlossen. Seine Elemente sind sehr eng und da der ganze Strang sehr zart ist, nach Anordnung und Bau sehr schwer im Detail zu studieren. Sehr häufig wird beim Schneiden das Blattzwischengewebe mit dem Leitbündel zerdrückt oder zerrissen. Doch ist es nach vielen erfolglosen Versuchen gelungen, uns in einigen Schnitten davon zu überzeugen, dass diese Bündel in ihrer Differenzierung mit denjenigen von *B. candida* übereinstimmen. Zwischen den kleinlumigen Parenchymzellen nimmt man infolge der lebhaften Rotfärbung ihrer Wände (Congorot) mehrere wenigzellige Bastgruppen wahr, die voneinander durch parenchymatische Zellen getrennt sind. Ebenso werden sie durch eine Parenchymzellschicht von den Elementen des Holzes geschieden, welche ebenfalls in kleiner Anzahl zu unregelmässigen Gruppen vereinigt sind. Der inneren Epidermis zugekehrt war hie und da eine Gruppe von zwei bis drei Elementen mit verholzten Wänden als Hadrominitialen zu erkennen.

Der *Blütenbau* von *B. tuberosa* ist schon im vorangehenden Abschnitt beschrieben worden. Es genügt, hier noch auf den

Verlauf der Leitbündel in den verschiedenen Teilen der Blüte einzutreten (Fig. 25—34, Taf. XVIII u. XVIII*).

Aus der Blütenachse steigen Leitbündel in die sechs zur Kronröhre verschmolzenen Perigonblätter, in die sechs Konnektive, in denen sie aber rudimentär bleiben und in den Griffel, in welchem sie in Dreizahl vorkommend, ebenfalls sehr schwach entwickelt sind. In keinem dieser Organe gelangen die Bündel bis an die äusserste Spitze. Ihr Bastteil verschwindet sehr rasch und auch der Holzteil wird reduziert, über eine kleine Strecke hin kommen nur noch Leitparenchymzellen vor und die Spitzen der Organe selbst werden von homogenem Parenchym eingenommen.

Auf Serienschnitten, die in verschiedener Höhe durch Blüten hergestellt werden, kann man die Anordnung der Fruchtblätter, ihre Verschmelzung mit dem Floraltubus, die Form der Plazenten und der Samenanlagen erkennen (Fig. 31—33, Taf. XVIII*). In jungen Blütenachsen sind noch keine Spiralgefässe sichtbar; im späteren Verlauf der Samenbildung dagegen mündet je ein Leitbündel in die Basis jeder Plazenta, verzweigt sich in derselben und breitet sich blattartig aus (Fig. 34, Taf. XVIII*), sodass schliesslich in den Stiel jeder Samenanlage hinein einige Spiralelemente abzweigen. Die bisher untersuchten Burmanniaceen verhalten sich also in dieser Hinsicht verschieden. Bei einigen derselben erscheinen die den Funiculus der Samenanlagen durchziehenden Leitungsstränge schon sehr früh, während sie bei anderen (z. B. den *Thismia*-arten) auch im Funiculus fast reifer Samen fehlen. Bei *B. tuberosa* würde es sich also um intermediäre Ausbildung handeln. Doch findet man gelegentlich fast reife Samen, besonders gegen die Spitze der Früchte hin, in deren Funiculus ebenfalls keine leitenden Elemente sichtbar sind.

In älteren Entwicklungsstadien der Blüten sind grosse Mengen von Reservestoffen in den verschiedenen Teilen des Fruchtknotens angehäuft, die später alle zum Aufbau und zur Speicherung in den Samen Verwendung finden. Es sind auf diesem Stadium die Zellen der Ovariumachse, der Plazenten, der Fruchtknotenwand, diejenigen von Funiculus und Integument der Samenanlagen völlig mit Stärkekörnern erfüllt.

Es sei ferner noch auf die Art der Plazentation der Blüten hingewiesen. Auch in dieser Hinsicht haben wir bei den untersuchten Burmanniaceen bereits verschiedenartige Verhältnisse festgestellt: Im einfächerigen Fruchtknoten der *Thismia*-arten sind die drei grossen Plazenten auf ihrer ganzen Oberfläche mit Samenanlagen bedeckt; bei *B. candida* sind die Plazenten benachbarter Karpelle nicht an der ganzen Berührungsfläche miteinander verwachsen. Auf Querschnitten durch den Fruchtknoten findet man vielmehr in jedem Fach zwei fast vollständig getrennte Plazenten, während ein sklerenchymatischer Gewebekomplex die Fruchtknotenachse einnimmt. Auch bei *B. Championii* ist die Verschmelzung der Plazenten nicht vollständig und diese liegen gegen die Achse hin mit mehr oder weniger glatten Wänden einander an. Bei *B. tuberosa* nun sind auf Stadien, in welchen die Plazenten noch nicht verschmolzen, sondern erst genähert sind, die Berührungsflächen nicht glatt, sondern papillös gestaltet. Die Epidermispapillen greifen zwischen einander hinein und später wird die Verschmelzung in der Regel vollständig.

Auf Querschnitten durch die oberste Partie des Floraltubus fallen eigentümliche Papillenbildungen auf der Innenseite der drei äusseren und der Aussenseite der drei inneren Perigonblätter auf. Durch diese Papillen sind die Perigonlappen zwischen einander hinein versteift, sodass ein fast völliger Verschluss des Schlundes zu Stande kommt, welcher ohne Zweifel in Beziehung zur Blütenbiologie, speziell der Bestäubung steht. Aehnliche Verhältnisse haben wir schon bei der kleistogamen *B. candida* festgestellt. Ueber die Blütenbiologie von *B. tuberosa* liegen noch gar keine Angaben vor und da wir auch über die Vorgänge der Samenanlagen- und Embryobildung erst ungenau orientiert sind, soll hier auf diese Verhältnisse, deren Klarlegung Beobachtungen am Fundort und an speziell zu embryologischen Untersuchungen fixiertem Material notwendig machen, nicht weiter eingetreten werden.

FIGURENERKLÄRUNG ZU TAFEL XV—XVIII.

TAFEL XV.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Wurzel (leicht schematisiert), Epidermis mit grossen, pilzbewohnten Zellen, Rindengewebe 4—6 schichtig, mit lysigen entstandenen Luftkanälen, Zentralzilinder. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 2. Zentralzilinder mit Endodermis, zentraler Gefässgruppe und drei kleinen Leptomgruppen zwischen parenchymatischen Elementen. Verg. $^{450}/_1$.

Fig. 3. Epidermiszelle mit dickwandigen, segmentierten Pilzfäden. Vergr. $^{450}/_1$.

Fig. 4. Partie aus einem Rhizomquerschnitt (etwas schematisiert) im Rindengewebe ein Blattspurstrang. Vergr. $^{50}/_1$.

Fig. 5. Partie aus der Epidermis des Rhizoms. Aussenwand verdickt, mit deutlicher Cuticula, auf den Seitenwänden spaltenförmige Tüpfel. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 6. Dasselbe. $^{450}/_1$.

Fig. 7. Partie aus dem Zentralstrang des Rhizoms mit doppeltem Leitbündelring. Vergr. $^{450}/_1$.

TAFEL XVI.

Fig. 8. Partie aus dem Zentralstrang des Rhizoms mit einfachem Bündelring. Vergr. $^{450}/_1$. Vasalelemente in Reihen angeordnet, Vasalprimanen.

Fig. 9 u. 10. Mittlere und randständige Partie eines Rhizomschuppenquerschnittes. Fig. 9. Vergr. $^{50}/_1$; Fig. 10. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 11. Partie der äusseren Epidermis einer Rhizomschuppe. Spaltenförmige Tüpfel in den Seitenwänden. Vergr. $^{450}/_1$.

Fig. 12. Querschnitt durch den Bündelstrang der Blattschuppe. Vergr. $^{250}/_1$.

Fig. 13. Schematisiertes Bild vom Stengelquerschnitt mit Epidermis, Rindengewebe, mechanischem Gewebe; Leitbündel im Kreise an die Innenseite des mechanischen Ringes sich anlehnend, grosszelliges Mark. Vergr. $^{100}/_1$.

TAFEL XVII.

Fig. 14. Epidermispartie mit collenchymatischen Verdickungen an der Aussenseite der Radialwände. Vergr. $^{450}/_1$.

Fig. 15. Parenchymatische Rindenzelle mit Protoplasma. Vergr. $^{450}/_1$.

Fig. 16. Zelle aus dem Sklerenchymzilinder im Querschnitt. Vergr. $^{450}/_1$.

Fig. 17. Parenchymatische Markzelle mit Protoplasma. $^{450}/_1$.

Fig. 18. Partie aus dem mechanischen Gewebezilinder mit Fibrovasalstrang; Gefässgruppe mit Vasalprimanen; Phloëmgruppen, durch Parenchym voneinander getrennt, dickwandige Sklerenchymzellen. Vergr. $^{450}/_1$.

Fig. 19. Mittlere Partie aus dem Querschnitt eines Stengelblattes mit Leitbündel. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 20. Blattrand im Querschnitt. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 21. Äussere (untere) Epidermis eines Blattes im Querschnitt mit stark verdickter Aussenwand und collenchymatischem Anschluss der Radialwände. Vergr. $^{450}/_{1}$.

TAFEL XVIII.

Fig. 22. Innere (obere) Epidermis aus kleinen, rundlichen Zellen bestehend. Vergr. $^{450}/_{1}$.

Fig. 23. Flächenansicht der oberen Epidermis mit langgestreckten Zellen. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 24. Leitbündel einer Stengelschuppe mit Gefässinitialen, Hadrom- und Leptomgruppen zwischen parenchymatischen Leitelementen. Vergr. $^{450}/_{1}$.

Fig. 25. Antherenquerschnitt, in den Pollensäcken einige Pollenkörner. Vergr. $^{75}/_{1}$.

Fig. 26—33. Stadien aus einer Querschnittserie durch eine junge Blüte. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 26. Schnitt durch die äusseren Perigonblätter. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 27. Schnitt durch die äusseren und inneren Perigonblätter mit je einem Leitbündel. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 28. Querschnitt durch die Kronröhre; Perigonblätter verwachsen, Scheitel der drei Konnektive, ohne Leitbündel. Vergr. $^{50}/_{1}$.

TAFEL XVIII*.

Fig. 29. Querschnitt durch die Kronröhre und die massig entwickelten Konnektive der drei Staubblätter. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 30. Querschnitt durch die Kronröhre mit sechs Leitbündeln, die drei zweiteiligen Antheren und den Griffel. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 31. Querschnitt durch die Kronröhre mit den sechs Rippen und den Griffel mit den auslaufenden Fruchtknotenfächern. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 32. Verwachsung der Fruchtblätter mit der Basis der Kronröhre (Zweizahl der Leitbündel an den Verwachsungsstellen). Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 33. Dreifächeriger Fruchtknoten. Aussenseite der Fruchtblätter mit der Kronröhre vollkommen verwachsen. Plazenten mit jungen Samenanlagen. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 34. Plazenta im Querschnitt mit Samenanlagen aus einer älteren Blüte; Verlauf der Leitbündel in der Plazenta und Verzweigungen gegen die Samenanlagen. Vergr. $^{50}/_{1}$.

XV. Embryologie von Burmannia tuberosa.

von

CH. BERNARD und A. ERNST.

(Hierzu Taf. XIX).

Unser Untersuchungsmaterial von *B. tuberosa* war nicht gut genug fixiert, um eine eingehende Untersuchung der Embryosackentwicklung, Befruchtung und Embryobildung möglich zu machen. Wie bei *Thismia Versteegi* waren wir auf die Feststellung einiger weniger Entwicklungsstadien angewiesen. Doch bieten diese weitgehende Analogien mit Stadien der untersuchten verwandten Arten, so dass immerhin eine gewisse Orientierung über den ganzen Verlauf der Entwicklungsgeschichte möglich ist.

Im achtkernigen Embryosacke von *B. tuberosa* bildet sich (Fig. 36—37, Taf. XIX) ein normaler Eiapparat, bestehend aus der *Eizelle* und den beiden *Synergiden*, welche in ihrem homogenen Plasma die charakteristische, grosse Vacuole und je einen kleinen Kern aufweisen. In dem gegenüberliegenden spitzen Ende des Sackes sind die drei *Antipodenkerne* sichtbar, um welche keine eigentlichen Zellen abgegrenzt werden. Sie bleiben von Anfang an klein, sind sehr stark färbbar und ohne deutlichen Nucleolus. In der Mitte des Embryosackes, der gegen den Eiapparat hin einige grosse, gegen die Antipoden hin kleinere Vacuolen aufweist, ist eine dichte Plasmamasse, in welcher die beiden Polkerne einander mehr oder weniger genähert liegen. Einen einzigen an derselben Stelle liegenden Kern (Fig. 38—39, Taf. XIX) darf man wohl als *sekundären Embryosackkern* auffassen.

Der *sekundäre Embryosackkern* (Fig. 40—44, Taf. XIX) erzeugt in seiner ersten Teilung zwei Tochterkerne, die bedeutend grösser sind als Polkerne. Sie sind auch so gelagert, dass in Analogie zu den anderen untersuchten Burmanniaceen anzunehmen ist, der eine derselben werde unmittelbar über den Antipoden Aufstellung nehmen und zum Kern der Basalzelle werden, während der andere ungefähr in der Mitte des Embryosackes bleibe und durch seine weiteren Teilungen die freien Endospermkerne erzeuge.

Auf die Darstellung jüngerer Entwicklungsstadien des Embryosackes von *B. tuberosa* haben wir verzichtet, da insbesondere die zwei- und vierkernigen Säcke vollkommen mit denjenigen von *B. Championii* übereinstimmen. Auf diesen jungen Entwicklungsstadien ist der Embryosack wie bei jener Art auch noch völlig von Nuzelluszellen umhüllt. Während der späteren Längsstreckung des Sackes teilt sich diese Hülle in eine scheitelständige Calotte, und den basalen Nuzellusbecher, in den der Embryosack mit den Antipodenresten und dem Basalapparat eingesenkt ist. Die schon von Anfang an stark reduzierten Antipodenkerne sind später nur noch ausnahmsweise unter dem lebhaft Farbstoff speichernden Basalapparat als drei ebenfalls intensiv gefärbte Punkte in dem sonst farblos bleibenden, spitzen Ende des Embryosackes wahrnehmbar. In der Basalzelle einiger Embryosäcke war, wie in Fig. 45, Taf. XIX dargestellt ist, das Vorhandensein von zwei Kernen zu erkennen.

Die älteren Stadien waren zu schlecht fixiert, als dass es möglich gewesen wäre, die Einzelheiten der Endospermbildung zu verfolgen. Ziemlich gut erhalten und an dünnen Schnitten wie in ganzen mit Choralhydrat aufgehellten Samen leicht zu untersuchen waren jüngere Entwicklungsstadien mit freien Endospermkernen (Fig. 45—49, Taf. XIX). Die ältesten Stadien unseres Materials enthalten 12 freie Endospermkerne im Embryosacke. Irgendwelche Andeutung von baldiger Zellbildung sind nicht vorhanden. Das Plasma des Wandbelages ist sehr vacuolig, die grossen Kerne enthalten zahlreiche Chromatinkörner und meistens mehrere, von hellen Höfen umgebene Nukleolen. Nach

den Befunden bei den anderen Burmanniaceen ist kaum anzunehmen, dass uns hier das Endstadium der Endospermbildung vorgelegen hat. *B. tuberosa* wird wohl, wie alle anderen Burmanniaarten, ebenfalls ein Endosperm ausbilden, dessen Entwicklung im Verhältnis zur Zellenzahl und zu den Dimensionen des Embryos sehr beträchtlich sein wird.

Nach langem, erfolglosem Suchen an Schnitten haben wir in den mit Chloralhydrat aufgehellten Samenanlagen schliesslich auch den Embryo aufgefunden. In mehreren Samenanlagen war je ein zweizelliger Embryo vorhanden, wie er in Fig. 47 abgebildet ist. In einem einzigen Falle (Fig. 46) hatte sich die eine der beiden Zellen nochmals geteilt. Die Embryozellen enthalten dichtes, homogenes Plasma. Ihre kleinen, linsenförmigen, nur mit einem einzigen Nukleolus versehenen Kerne lassen sich von den grossen, mehrnukleoligen Endospermkernen gut unterscheiden. Auch hier wird uns wohl, wie in der Ausbildung des Endosperms, nicht ein definitives Endstadium vorgelegen haben und es ist wohl möglich, dass in völlig reifen Samen auch der Embryo sich aus einer grösseren Anzahl von Zellen zusammensetzt.

Ob bei *B. tuberosa* Befruchtung eintritt oder nicht war an dem für eine solche Untersuchung ungenügenden Material nicht festzustellen. In einigen Präparaten schienen allerdings Strukturen vorhanden zu sein, welche als Pollenschlauchfragmente gedeutet werden konnten (Fig. 41, Taf. XIX). Die Beobachtung war aber zu vereinzelt und nicht eindeutig genug, als dass daraus ein bestimmter Schluss gezogen werden konnte, umsomehr als ja auch einem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack nicht ohne weiteres eine Befruchtung zu folgen braucht.

Blütenbiologische wie genauere entwicklungsgeschichtliche Studien an *B. tuberosa* erfordern lebendes und besser fixiertes Material. Unsere Untersuchung hat nur fragmentarischen Charakter und deutet höchstens darauf hin, dass bei *B. tuberosa* in der Hauptsache ähnliche Verhältnisse wie bei den anderen *Burmannia*arten vorliegen werden. Im besonderen ist eine grössere Übereinstimmung mit *B. Championii* zu erwarten.

FIGURENERKLÄRUNG ZU TAFEL XIX.

Fig. 36. u. 37. Achtkernige Embryosäcke mit Synergiden (Fig. 36), Eizelle (Fig. 37), den nebeneinander liegenden Polkernen in einer grösseren, zentralen Plasmamasse und kleinen, homogenen Antipodenkernen an der Basis des Embryosackes. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 38. Samenanlage von *B. tuberosa* mit achtkernigem Embryosacke, kleiner Nuzelluskappe über dem Eiapparat, innerem und äusserem Integument. Vergr. $^{120}/_{1}$.

Fig. 39 u. 40. Embryosäcke mit zwei Zellen des Eiapparates und dem Verschmelzungsprodukt der Polkerne, degenerierten Antipodenkernen. Fig. 39. Vergr. $^{500}/_{1}$; Fig. 40. Vergr. $^{120}/_{1}$.

Fig 41. Embryosack mit Eiapparat, sekundärem Embryosackkern, dem umgebenden Nuzellus- und Integumentgewebe; Pollenschlauchresten neben dem Eiapparat. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 42–44. Embryosackteile nach Teilung des sekundären Embryosackkernes. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 45. Unteres Ende des Embryosackes mit Zellen des Nuzellusbechers, den Resten der drei Antipoden, darüber die plasmareiche, zweikernige Basalzelle. Wandbelag des Embryosackes mit freien Endospermkernen. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 46. Oberes Ende des Embryosackes mit zweizelligem Embryo und freien Endospermkernen. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 47. Dreizelliger Embryo. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 48. Freie Endospermkerne mit zwei oder drei Nukleolen. Vergr. $^{500}/_{1}$.

STUDIES IN TROPICAL TERATOLOGY

BY

J. C. COSTERUS AND J. J. SMITH

COMMUNICATED BY

J. C. COSTERUS.

(With Plates XX—XXIX).

The present paper contains the description of a number of monstrosities which have been collected in Java since 1911, chiefly by Dr. SMITH himself in or near the Botanical Gardens of Buitenzorg, but also in different parts of Java by botanists, growers and amateurs. In this connection we desire to express our sincere thanks to Mr. C. A. BACKER (Buitenzorg), the Controller of Moesi Oeloe, Mr. SANDERS (Grisee), Mr. CH. JOSEPH (Buitenzorg), Dr. A. RANT (Tjinjiroean near Bandong), Dr. S. V. SIMON (Germany), Dr. W. DOCTERS VAN LEEUWEN (Samarang), Dr. W. G. BOORSMA (Weltevreden) and Mr. K. GJELLERUP, Army Surgeon, who in 1911 examined the flora of New Guinea. The greater part of the drawings were executed by the well known Javanese draughtsman Natadipoera.

Our former papers on the same subject are to be found in the numbers of the present publication for the years 1895, 1904, 1905, 1909 and 1911.

Filices.

Dipteris conjugata Reinw.

Coll. J. J. S. in Monte Wajang near Bandong, Java, Sept. 1911.

Habitat Archip. Mal.

A very small leaf with irregular blade and venation, the lateral ribs projecting far beyond the blade (Fig. 1).

Palmae.

Martinezia corallina Mart.

Coll. J. J. S. in horto bog.

Habitat America.

From the midrib springs at a distance of 30 cM. from the top, a lateral portion in the shape of a pinnate leaf (Fig. 2).

Araceae.

Scindapsus aureus Engl.

Coll. J. J. S. in horto bog. 1912.

Habitat the Solomon Islands.

The leaf bears a leafy appendage in the shape of a secondary small leaf at the top of the petiole (Fig. 3).

Commelinaceae.

Commelina paludosa Bl.

Coll. C. A. Backer, Batavia, May 1911.

Habitat Tropical Asia.

Pentamerous flower probably in consequence of lateral doubling ("dédoublement").

Musaceae.

Musa Sapientum L.

Coll. the Controller of Moesi Oeloe, July 1911.

Habitat Tropical Asia.

Inflorescence with an extraordinarily long peduncle (fig. 4). A photo representing a branched inflorescence of the same species was sent to the Department of Agriculture in November 1910 by Mr. Sanders at Grisee. We have it reproduced in fig. 5.

Cannaceae.

Canna indica hybrida (dark red).

Coll. J. J. S. in suo horto, February 1909 and later.

In Canna indica the flowers are, as is well known, united in small cincinni of two flowers each. The cincinni constitute a terminal raceme, whether branched or not [1]). In normal circumstances the variety cultivated by Dr. Smith stands in the following position: At first the peduncle is without branches and bears flowers. When these flowers wither there spring from the axil of one or two of the sheaths an axillary inflorescence also with two-flowered cincinni. In 1909 Mr. Smith observed that the specimens cultivated in his garden produced *three*-flowered instead of *two*-flowered cincinni. This fact deserves attention as it applies to the appearance of a flower that is ordinarily rudimentary and scarcely visible [2]). A further examination showed that this "third" flower deviates from the other two in the same cincinnus. A considerable quantity of material preserved in alcohol enabled me to show: —

1⁰. that the only stamen of Canna has become petaloid and imitates the labellum (fig. 6*b*).

2⁰. that one of the alae, indicated as γ by Eichler, has been suppressed.

In this way the flower has become tetramerous consisting of two alae and two labella decussate (fig. 6*b*).

In order to make the relation between normal and abnormal as clear as possible I first copy Mr. Smith's description of the fresh material and then describe the results of the examination of the immersed specimens.

"The normal flowers of our variety" says Mr. Smith, "show 3 sepals, 3 petals, a petaloid stamen and a ditto style, 3 dark red staminodes (Eichler's α, β and γ) and a dark red labellum

1) Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler, Cannaceae von Fr. Kränzlin, p. 60: racemi simplices vel rarius pauciramosi ramum longum (v. duos) primo deflorato proferentes. Flores plerumque bini, rarius (superne) singuli....

2) Eichler, Blüthendiagramme I, fig. 101.

recurvous and yellow tinged at the base. Looked at superficially, the abnormal flowers show the same construction; in fact, however, they possess, besides the sepals and petals, *two* dark red staminodes, and *two* lips of almost the same shape placed at right angles with the other staminodes. On the other hand the stamen is wanting and the style is filiform (fig. 6*a*). Two explanations of this deviation seem admissible, viz., that the stamen is altogether suppresssed and one of the alae, say γ, transformed into a labellum, or that the stamen has gone through this transformation and one of the alae is lost".

The 16 flowers in alcohol show that the second supposition is the right one for the following reason: —

The stamen of Canna is placed just opposite the outer petal (P^1). In 14 of our 16 flowers I found in that place a staminode imitating the shape [1]) of the labellum and hardly to be distinguished from it.

There are two alae, one on the right and one on the left side of the staminode, embracing both labellum and staminode.

In two of the 14 flowers there are 3 alae, one on the left and two on the right hand side of the staminode. In both cases there is a rudiment of an anther to be seen on the right side of the staminode.

The two remaining flowers show the stamen petaloid only on the left side whereas the right side has developed to the shape of an anther. There are three alae, one left and two right ones. One of these, that adjoining the stamen, is strongly developed and is labellum-like.

It appears from the above facts that the second labellum is to be considered as the transformed stamen and that consequently in the flowers with two labella one of the alae has been suppressed. The suppressed ala is γ, not α because γ is nearer the stamen than α. Moreover it should be noticed that in a normal flower γ covers both stamen and α and therefore

---

1) No use could of course be made of the yellow colour at the base.

cannot take the place of the second labellum enclosed as it is by its two neighbours.

Only in *normal* flowers one of the alae may sometimes be enlarged and become somewhat labellum-like. I have noticed this phenomenon twice in γ, once in β.

This conclusion has been corroborated by a communication from Dr. Smith stating that in November 1913 he had found a „third" flower with *two* labella and 3 staminodes, consequently a case which tallies exactly with the ordinary diagram and in which the only alteration consists in the stamen having become petaloid.

The present examination of Canna has produced an additional result, viz., the morphological value of α, β and γ. It appears that the two labella in our monstrous flowers (and the same thing is shown in the normal) tend to contract their base and to roll it into a kind of tube. From the edges and the tube itself there spring one or more lobes which Eichler calls "Stipulargebilde". The same thing is shown more or less distinctly by the other staminodes also. All these lobes resemble one another by their origin, viz., from the *inner* side of the staminodes.

The alae themselves on the other hand are always produced on the *outer* side of the stamen whether this be transformed or not. They are consequently of a different kind and not to be classed with Eichler's "Stipulargebilde". Hence I am led to abandon my former opinion [1]) as to their significance and henceforth to look upon the alae as real staminodes and accordingly to adhere to Eichler's diagram in which he represents an outer whorl of two and an inner one of three staminodes.

Orchidaceae.

Aërides odoratum Lour.

1) Ann. de Buitenzorg. Vol. XIII, p. 63. In this paper we have already registered instances of the stamen transformed into a labellum.

Coll. Ch. Joseph in suo horto, Buitenzorg, October 1910.

Habitat Archip. Mal.

According to Dr. Smith a very variable plant.

Synanthy of three flowers. The three labella constitute the centre of the complex, ten free sepals and petals the circumference. One of these is two-lobed and accordingly represents two. The normal number being fifteen, four of them must be wanting. (Fig. 7).

Bulbophyllum angustifolium Lndl. (obtusum Lndl.?)

Coll. Dr. A. Rant, Kertamana near Bandong, Dec. 1911.

Habitat Java.

A small specimen of which two of the pseudo-bulbs bear two leaves with a distinct internode between them (Fig. 8).

Ceratostylis longicaulis J. J. S.

Coll. K. Gjellerup in New Guinea, June 1911.

Habitat Cyclops Mountains, New Guinea 1500 M.

Leaf-sheath at the base of the stem prolonged to a blade. Normally the base of the full-grown stem is covered with sheaths only.

Ceratostylis Backeri J. J. S.

Coll. J. J. S. in horto bogor., May 1912.

Habitat Java.

Stem two-leaved (two specimens) instead of one-leaved. (Fig. 9).

Coelogyne sp.

Coll. Ch. Joseph in suo horto Buitenzorg.

Habitat Java.

Tuber with three leaves instead of two.

Dendrobium flabellum Rchb. f (= D. fimbriatum Lndl.)

Coll. J. J. S. in horto bogor. Oct. 1911.

Habitat Java.

The normal plant has branched stems, stem and branches

consist of a number of internodes of which the youngest is swollen to a tuber. The latter bears one leaf at top, in our specimen, however, two, of which one is treble-folded instead of double folded. The additional fold may be the effect of some abnormal pressure.

Dendrobium sp.

Coll. J. J. S. et Rant, Tjibeurum near Bandong, Sept. 1911.

Habitat Java.

A non-flowering specimen shows biostrepsis over a distance of 6 cM., causing 5 or 6 leaves to unite their sheaths to one.

Dendrobium fimbriatum Hook. var. oculatum.

Coll. J. J. S. in horto bog. 1910.

Habitat India.

Biostrepsis in the inferior part of the stem in consequence of which five leaves spring from a joint sheath. In our paper of 1909 [1]) we have described the same phenomenon in connection with D. mutabile Lndl. According to Dr. Smith biostrepsis is, in this species and also in those which show the same way of growth, of no rare occurrence, especially if not exclusively in young plants which after the fall of the leaves spring from the old stems.

Dendrobium macrophyllum A. Rich. var. Veitchianum.

Coll. Ch. Joseph in suo horto (Buitenzorg), March 1912.

Habitat Java (South Preanger).

Two flowers grown together laterally, all parts normally developed, only two adjacent petals coalesced to one of normal dimensions, which alternates with the labella and like the others shows five ribs. Pedicel and ovary have a normal length but an ovarian cavity is absent.

Dipodium pictum Rchb.f.

Coll. Ch. Joseph in suo horto Buitenzorg.

---

1) Ann. de Buitenzorg 2e Série, Vol. VIII, p. 4.

Habitat Borneo.

The lateral petals tend to transformation into labella owing to the broadening midrib and the covering with hairs as in the labellum (fig. 10).

Grammatophyllum speciosum Bl.

Coll. J. J. S. in suo horto, May 1912.

Habitat Java.

The roots which collect waste substances flattened and bifurcating at top.

Hetaeria cristata Bl.

Coll. Dr. S. V. Simon, Tjibodas. May 1911.

A double stem: leaves opposite and their sheaths grown together, whereas in normal specimens the leaves alternate and their sheaths are free. Peduncle under the flowers grooved and flattened at top. Flowers normal. Fig. 11. A similar case of two stems of Canna melted together but bifurcating at top was described in this publication 1904 [1]).

Nervilia discolor Schltr.

Coll. J. J. S. in horto bog.

Habitat Java.

Normal: from the tuber after a period of rest there develops a subterranean stem covered with scales which in case of sufficient vigour of the tuber terminates in a flowerstalk. After the flowering there springs from the axil of one of the (subterranean) scales a similar stem which, however, produces one foliage leaf resting upon the soil. From the axils of the scales there grow horizontal offshoots which swell to fresh tubers. After this the old tuber, the only leaf and the offshoots perish, whereas the fresh tubers rest until another period of development.

Abnormal: instead of one foliage leaf Mr. Smith found three of them and one of the offshoots very short and producing a foliage leaf and not swelling to a tuber. (fig. 12).

---

1) Vol. IV, p. 67.

Phajus Incarvillei O. K.

Coll. J. J. S. in horto bog., Nov. 1910.

Habitat Arch. Mal.

Two dimerous flowers (the ovaries are also two-celled).

Sepals grown together to a tube which encloses the rest of the flower. (fig. 13).

In both we found a well-developed lip and a petal of normal shape.

Column straight, compressed from front to back. In one of the flowers no anther, in the other a normal one. In the former the labellum closed round the petal, in the latter it was folded and pressed against the petal.

The flowers in question, owing to the tubular shape of the calyx, can not expand unless the latter be torn up through the pressure of the growing lip [1]).

Phalaenopsis amabilis Bl.

Coll. Dr. W. Docters van Leeuwen in horto Jacobson. Samarang, Febr. 1910.

Habitat Arch. Mal.

Very fine pelories, 3 specimens (fig. 14). Flower almost regular. Petals much narrower than usual. Labellum and petals are perfectly alike without any incision or appendage.

Pes columnae altogether wanting. The column shows six little lobes at top which correspond with stamens, one of them bearing a (somewhat transformed) anther, the others only anther-like indications. At the base of the developed anther we found a bifid rostellum.

Masters, in his Vegetable Teratology, [2]) mentions a pelory of Phalaenopsis amabilis without, however, entering into details and refers to a similar case in Ph. Schilleriana, which though regular in its calyx and corolla, possessed unaffected column and anther-cells.

---

1) Attention is drawn to the fact that the flowers of Phajus on contusion and also by immersion into alcohol show indigo-colouring. The same thing occurs in Calanthe.

2) German translation, p. 262.

Spathoglottis plicata Bl.

1°. Coll. J. J. S. in horto bog. 1912, 2 specimens.

2°. Coll. C. A. Backer in horto bog. 1912, 1 specimen.

Habitat Aroe Islands.

The flowers collected by Dr. Smith tend to transformation of the petals into lips: their inferior margin shows folds and little lobes, a little way above the base a callus is to be seen and a longitudinal white ribbon in connection with it, both being speckled with pink.

The flower of Mr. Backer shows two perfect labella. The column is much thinner than normally and almost straight, bearing, as usual in peloric flowers, a *terminal* stigma, while the anther is absent.

Thelasis obtusa Bl.

Coll. Ch. Joseph in suo horto, Nov. 1910.

Habitat Java.

Inflorescence with a foliage leaf (fig. 15).

Fagaceae.

Quercus glabra Thunb.

Coll. J. J. S. in horto bog.

Habitat Japan.

Leaf transformed into an ascidium.

Polygonacae.

Mühlenbeckia platyclada Meisn.

Coll. J. J. S. in horto bog., 1911.

Habitat the Solomon Islands.

On comparing the figures it is evident that we have to do with prolification (Fig. 16 *a—e*) in the abnormal specimens. In the ordinary state the flowers are densely clustered without leaves or branches interposed but in the abnormal specimens there spring thin leaf bearing branches from the clusters. I am not in a position to say whether these branches originate from

the interior of a flower or from the little stalks constituting the inflorescence. I have never seen any indication of a perianth at the base of the leafy branches so that I am inclined to admit — and so is Mr. SMITH who has examined fresh material — that a few flowerstalks have grown out to leafy branchlets.

Amarantaceae.

Gomphrena globosa L.

Coll. J. J. S. in horto bog. 1910.

Habitat the East Indies.

From the axils of the leaves immediately under the flowerhead there spring four secondary headlets each with an involucellum. This deviation calls strongly to mind what in some Compositae is referred to as "hen and chickens".

Aizoaceae.

Tetragonia expansa Murr.

Coll. C. A. BACKER in suo horto Buitenzorg.

Habitat Australia, Japan, S. America, also cultivated on the mountains of Java.

One of the flowers bears a secondary flower in the axil of one of the cornicles that crown the fruit, in another flower one of the cornicles has grown out to a *leaf* in whose axil also a flower is created: consequently these are cases of lateral prolification. The question arises whether the so called sepals are in reality not stamens and the cornicles have not the value of sepals[1]).

Saxifragaceae.

Dichroa febrifuga Lour.

Coll. Dr. A. RANT, Tjinjiroean 1911.

Habitat Java, Philippines, India.

The two specimens present a remarkable case of symphylly.

---

1) This case seems quite different from that described and criticized by PENZIG I. p. 509.

The blades of two opposite leaves must in a very early stage of development have coalesced and in a further stage of growth at least partly regained their independance, namely the petioles entirely whereas the blades still cohere.

a. Fig. 17 shows that the leaf on the left has been able to develop its apex normally but the edge not shown on the illustration proved incomplete. The leaf on the right is stunted in its apical growth and has consequently become two-topped.

b. The embryonal coalescence has been much completer giving birth in later periods to tensions which finally entail ruptures. In this specimen the leaves are folded longitudinally and only the apices have grown out free from each other. Also in this specimen one of the leaves is two-topped.

N.B. In both cases it is the ventral sides which have undergone symphysis.

Rosaceae.

Rosa hybrida.

Coll. Mr. Twysel, in suo horto Buitenzorg, Aug. 1910.

Two flowers of equal size grown together.

The flowerstalk bears at the base of the synanthy two leaves almost opposite.

The thalami coalesced to one whole with two longitudinal grooves.

Sepals: a) four normal and reflex as usual, b) two, belonging to different flowers, grown together at the base, c) one between the two flowers partly green, partly petaloid. The whole is two-topped and consequently equivalent with two sepals. Of these 8 sepals, 5 belong to one flower and 3 to the other. The rest of the flower is normal.

Leguminosae.

Crotalaria juncea L.

Coll. C. A. Backer Jan. 1911.

Habitat the East Indies.

Hexamerous flower: two of the petals are vexilla standing in the upper part of the flower, pistil simple, K (6) C 6 St (6 + 6), C 1. Another hexamerous flower shows the peculiarity that one of the flags laterally coheres with one of the calyx-lobes (fig. 18b).

Euphorbiaceae.

Euphorbia plumerioïdes Teysm.
Coll. J. J. S. in horto bog. Febr. 1910.
Habitat New Guinea.
Inflorescences with large *foliaceous* bracts all over the specimen (fig. 19).

Anacardiaceae.

Mangifera spec.
Coll. Dr. W. G. Boorsma in suo horto Weltevreden (Batavia) 1911.
Habitat tropical Asia.
Double fruit.

Sterculiaceae.

Pterospermum javanicum Jungh.
Coll. J. J. S. et Rant, Tjiampea, Oct. 1910.
Habitat Java.
A leaf transformed to a pitcher.

Ericaceae.

Rhododendron gracile Low. (probably a variety).
In herbario bogoriensi, coll. Teysmann.
Habitat Borneo.
Our figure (20) shows at the base of the general peduncle a fruitstalk and several cicatrices of fallen flowers and at the top four fruits of which the stalks and bracts have grown together to one whole.

Solanaceae.

Solanum Melongena L.
Coll. Dr. W. G. Boorsma, Weltevreden, March. 1912.

Habitat the East Indies.

Fruit with appendage at the base. In T. XIII, 1e Série of this publication, a similar case was described, but the specimen in question differs in two points from the former. 1° by its curled shape, 2° by the absence of seeds.

Lycopersicum esculentum Mill.

Coll. J. J. S. in horto bog.

Habitat America.

A plant cultivated under glass shows adventitious buds on the leaves. Compare Penzig II, p. 169.

Acanthaceae.

Jacobinea coccinea Hiern.

Coll. C. A. Backer in horto bog. 1910.

Habitat America.

Fasciation of an inflorescence (fig. 21).

Campanulaceae.

Lobelia Erinus L.

Coll. J. J. S. in suo horto, July 1911.

Habitat Cape of Good Hope.

A germinating plant of which the cotyledons have perished shows coalescence of the first two foliage-leaves along their midribs, thus constituting a four-winged whole that encloses the plumule (fig. 22). The case tallies exactly with a specimen of Jussiaea described and illustrated in this publication a few years back [1]). In Jussiaea, however, a branchlet springs from the axil of one of the cotyles. Whether in our Lobelia the plumule would have developed or a lateral bud grown out must be left undecided.

Amsterdam, March 1914.

---

1) T. XIII. p. 105.

ZITIERTE LITERATUR.

HABERLANDT, G. Eine botanische Tropenreise. 2e Auflage. Leipzig 1910.

KOORDERS, S. H. Über die Blüthenknospenhydathoden einiger tropischen Pflanzen, Ann. Buitenzorg, XIV, 1897.

FIGURENERKLÄRUNG.

Fig. 1. Der Fruchtknoten zur Zeit der Blüte; *a*, der drüsige Saum der Placenta, 12 ×.
Fig. 2. Stadium, wo die Mutterzellen der Drüsen eben merkbar sind, 12 ×.
Fig. 3. Reife Frucht; die Drüsen, welche die mittlere Höhle der Frucht ausfüllen, sind nicht eingezeichnet, 12 ×.
Fig. 4. Ein Teil dieser mittleren Höhle mit den Drüsen, 40 ×.
Fig. 5. A eine gewöhnliche Drüse, B eine Drüse wie in Fig. 4; beide 100 ×.

LIST OF THE FIGURES XX—XXIX.

Plate XX. Fig. 1. *Dipteris conjugata*, Reinw. Abnormal leaf blade.
Fig. 3. *Scindapsus aureus*, Engl. Leafy appendage at the base of an ordinary leaf.

Plate XXI. Fig. 2. *Martinezia corallina*, Mart. Secondary leaf springing from the midrib of a leaf.

Plate XXII. Fig. 4. *Musa Sapientum*, L. Inflorescence with a very long peduncle.
Fig. 5. *Musa Sapientum*, L. A branched inflorescence.

Plate XXIII. Fig. 6. *Canna indica hybrida*. Two »third" flowers of a cincinnus. *a*. Two alae enclosing staminode, labellum removed. *b*. alae enclosing both staminode and labellum.
Fig. 7. *Aërides odoratum*, Lour. Three flowers grown together.
Fig. 12. *Nervilia discolor*, Schltr. Increased number of leaves.
Fig. 13. *Phajus Incarvillei*, O. K. Dimerous flowers. Sepals coalescing to a tube.

Plate XXIV. Fig. 8. *Bulbophyllum angustifolium*, Lndl. Tubers with two leaves.
Fig. 9. Ceratostylis *Backeri*, J. J. S. Stem with two leaves.
Fig. 10. *Dipodium pictum*, Rchb. f. Transformation of petals into labella.

Plate XXV. Fig. 11. *Hetacria cristata*, Bl. Double stem.

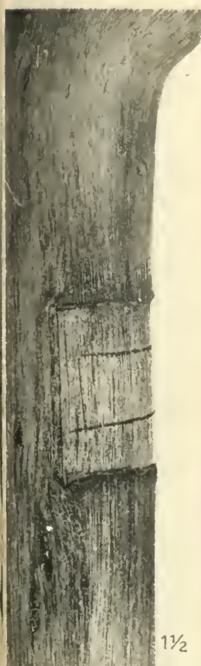
Plate XXVI Fig. 14. *Phalaenopsis amabilis*, Bl. Pelory.
Fig. 15. *Thelasis obtusa*, Bl. Inflorescence with foliage leaf.
Fig. 16. *Mühlenbeckia platyclada*, Meisn. Foliar prolification of the flower.

Plate XXVII. Fig. 17. *Dichroa febrifuga*, Lour. Two leaf blades grown together.

Plate XXVIII. Fig. 18. *Crotalaria juncea*, L. Two vexilla, *a*. front, *b*. back.
Fig. 19. *Euphorbia plumerioides*, Teysm. Foliaceous bracts.

Plate XXIX. Fig. 20. *Rhododendron gracile*, Low. Fruitstalks grown together.
Fig. 21. *Jacobinca coccinea*, Hiern. *a*. normal, *b*. fasciated inflorescence.
Fig. 22. *Lobelia Erinus*, L. Top-leaves of a germinating plant grown together, *a*. whole plant, *b*. normal leaf, *c*. two leaves grown together and enclosing terminal bud.

1



1½

(N° 12)

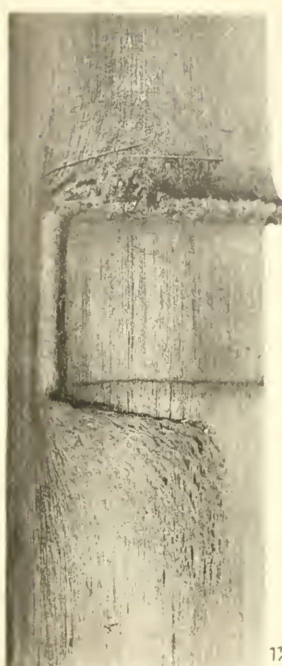
2



1½

(N° 2)

3



1½ x

(N° 14)

4



1½

(N° 13)

5



3⅔ x

(N° 2)

6

2 x

(N° 15)

HELIOTYPIE, I. VAN LEER & Co AMSTERDAM.

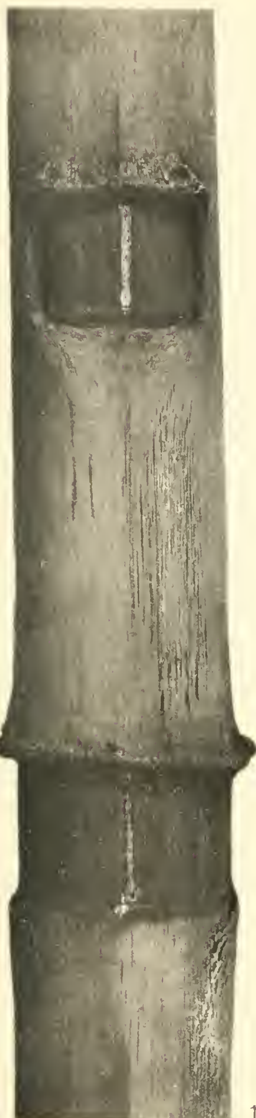
1



1½ x

(N° 13)

3



1½ x

(N° 14)

5



7½ x

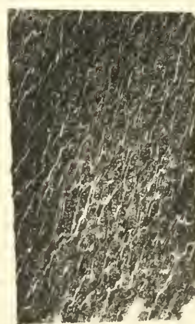
6

(1)



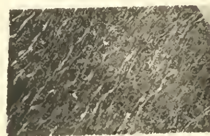
N° 37

(3)



N° 88

(2)



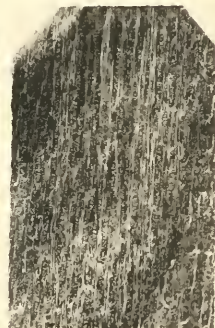
N° 80

(4)



(N° 90)

(5)



(N° 96)

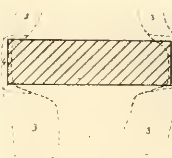
7½ x

2



4





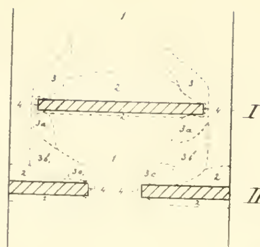
HELIOTYPIE, L. VAN LEER & C° AMSTERDAM.

1

1 2 3

1x

(N° 6)



5

1x

6

2

3

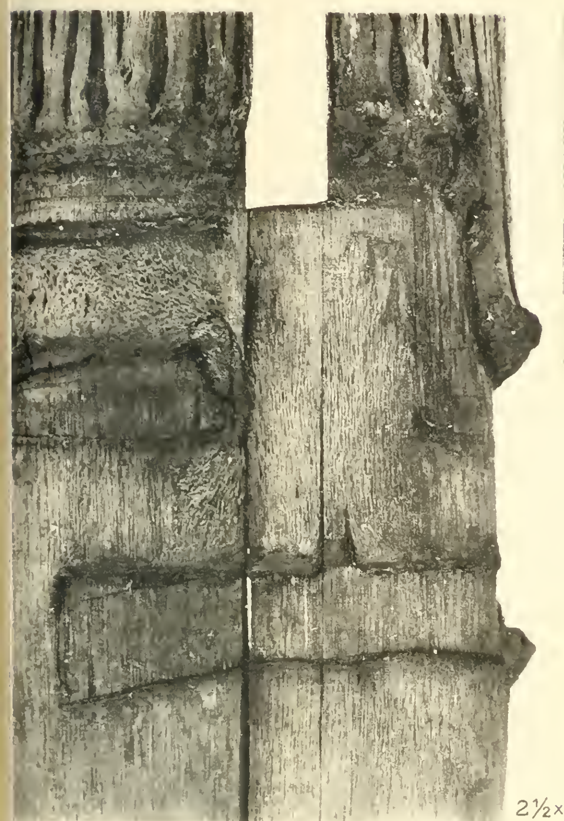
2½x

2½x

½x

HELIOTYPIE. L. VAN LEER & Co AMSTERDAM.

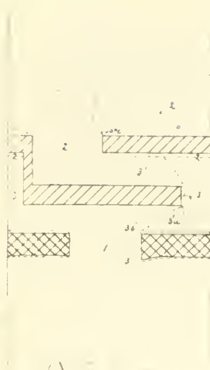
(1) 3 (2)



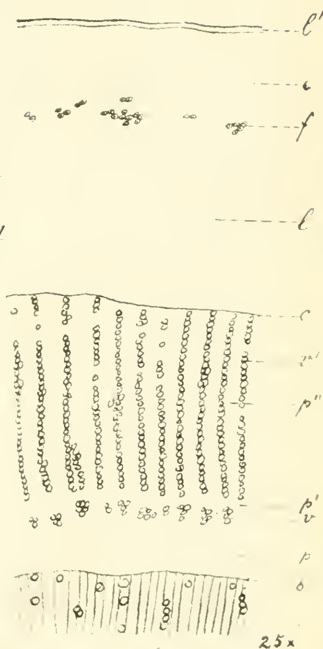
2½ x

(N° 7)

4



5



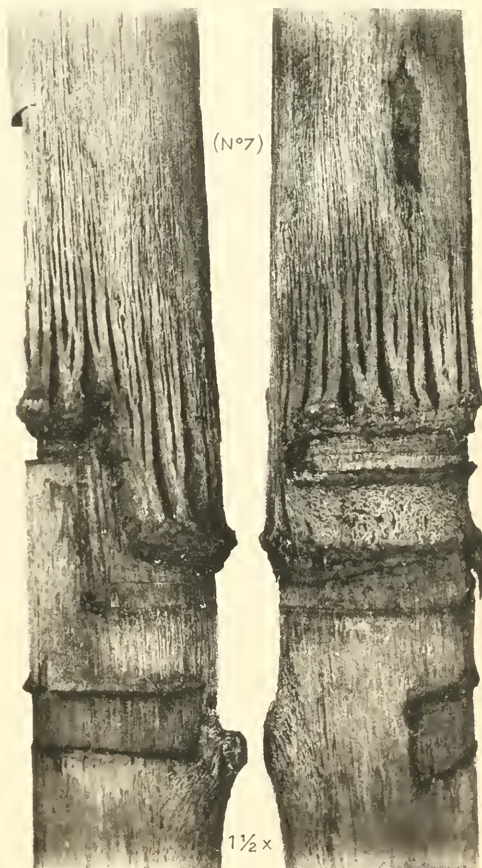
(1) 1 (2)



(N° 7)

1½ x

(1) 2 (2)



(N° 7)

1½ x

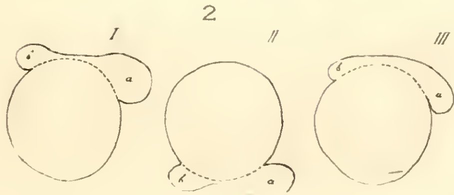
HELIOTYPIE, L. VAN LEER & C° AMSTERDAM

1

(Nº 8)

$1\frac{2}{5}$ x

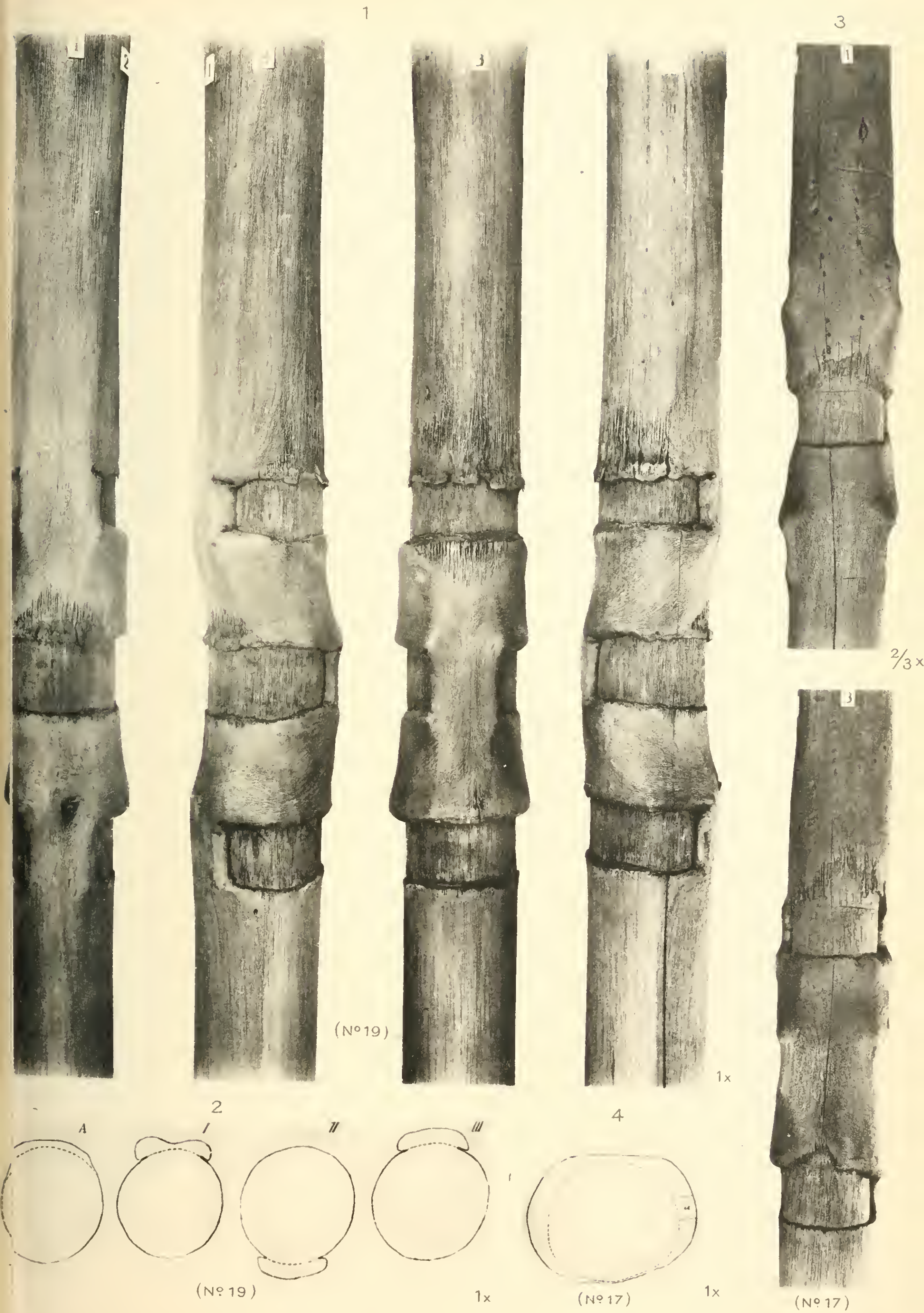
2



(Nº 8)

1x

HELIOTYPIE, L. VAN LEER & Cº AMSTERDAM.



HELIOTYPIE, L.VAN LEER & Co AMSTERDAM.

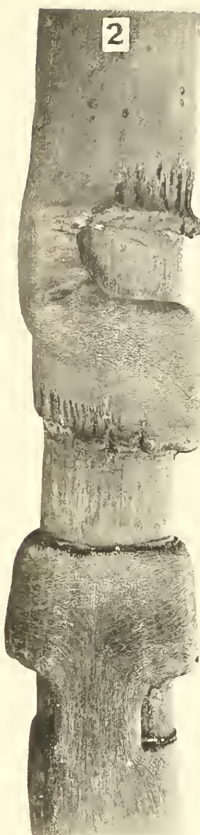
1



1⅙ x

(No 18)

2

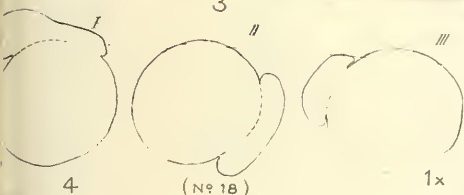




(No 18)

1⅒ x

3

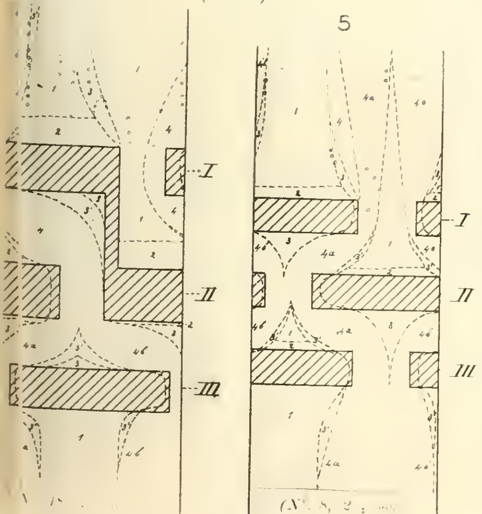


(No 18)

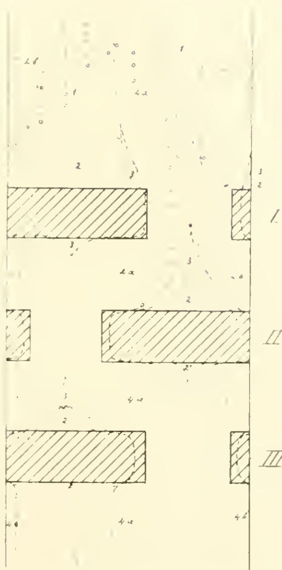
1x

4

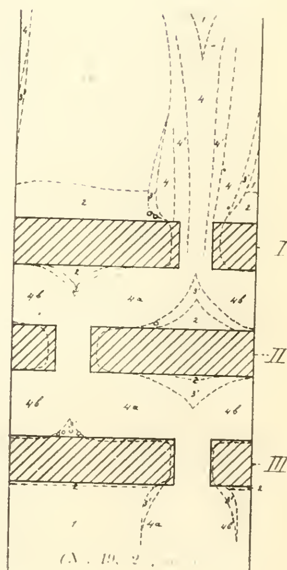
5



6



7



HELIOTYPIE, L. VAN LEER & Co AMSTERDAM.



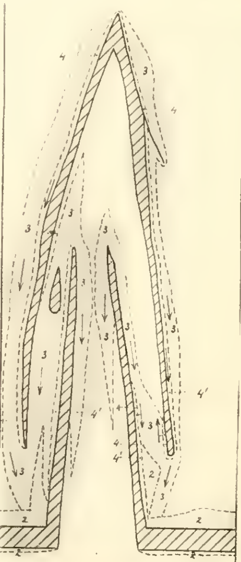
HELIOTYPIE, L.VAN LEER & C° AMSTERDAM

3



(N°1) 2½ ×

4



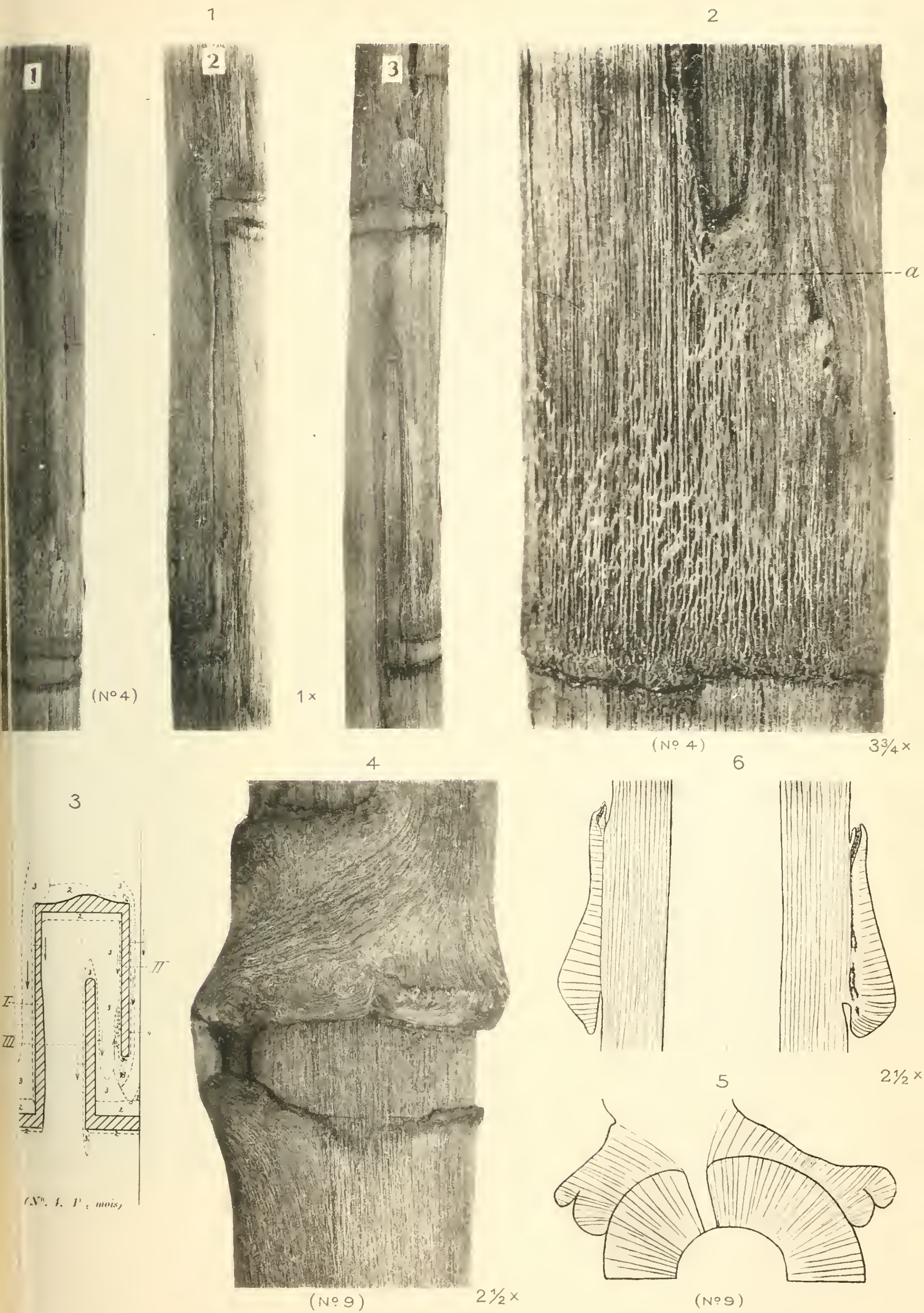
1

(N°1) 1½ ×

2

(N°1) 2½ ×

HELIOTYPIE, L. VAN LEER & C° AMSTERDAM.



HELIOTYPIE. L. VAN LEER & Co AMSTERDAM

1



(N° 4)

2



2 1/6 ×

(N° 9)

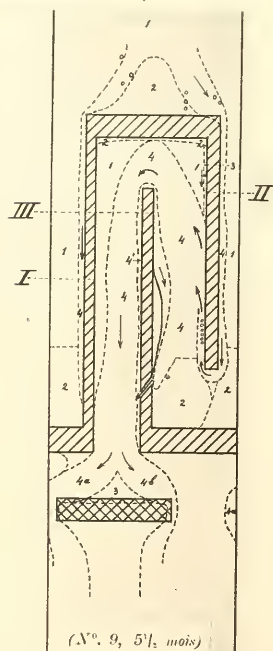
3



2 1/2

(N° 9)

4



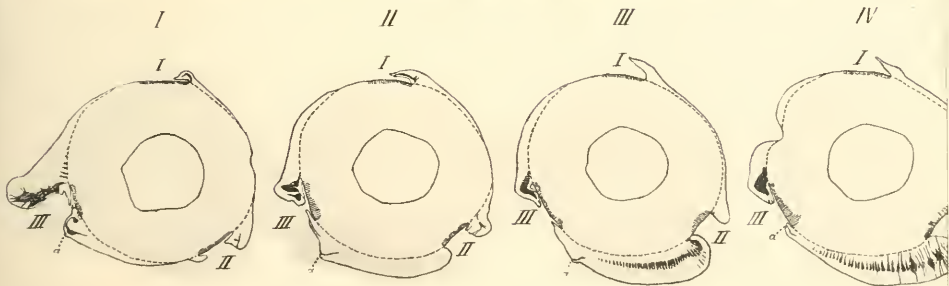
(N°. 9, 5½ mois)

HELIOTYPIE, L. VAN LEER & C° AMSTERDAM.

(1) 1 (2) 2

(Nº 9) 1x (Nº 9)

3



(Nº 9)

HELIOTYPIE, L.VAN LEER & C

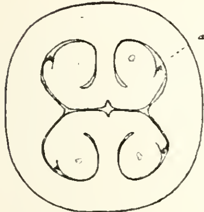


Fig. 1

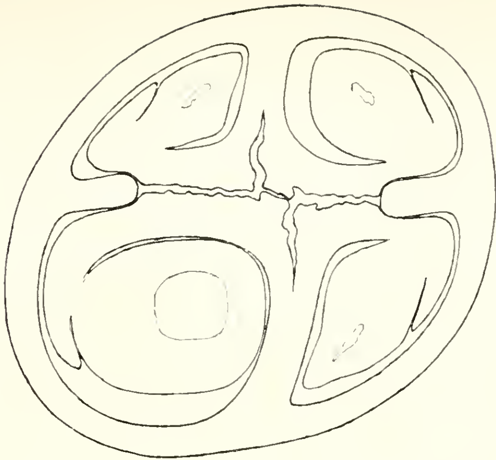


Fig. 2

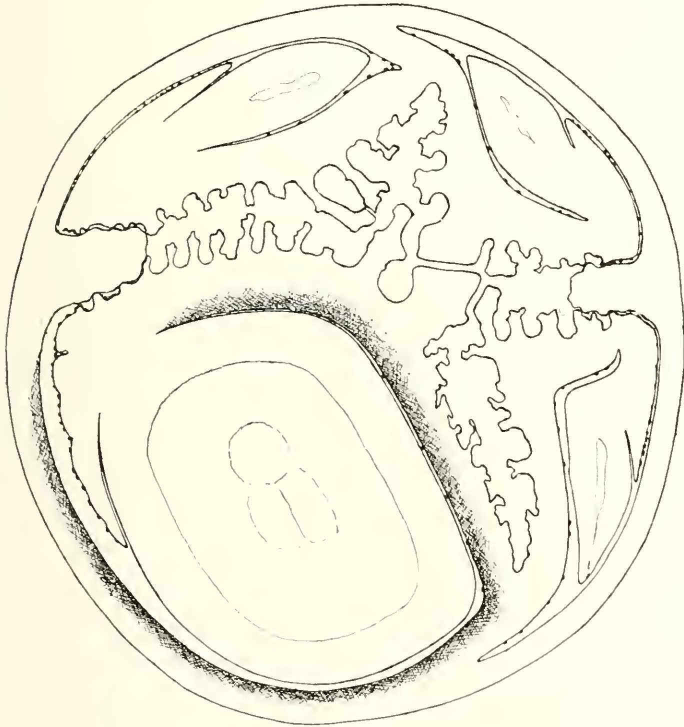


Fig. 3

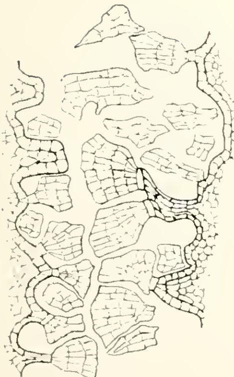
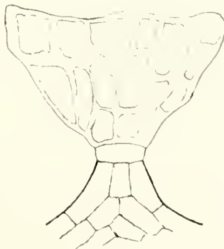


Fig. 4

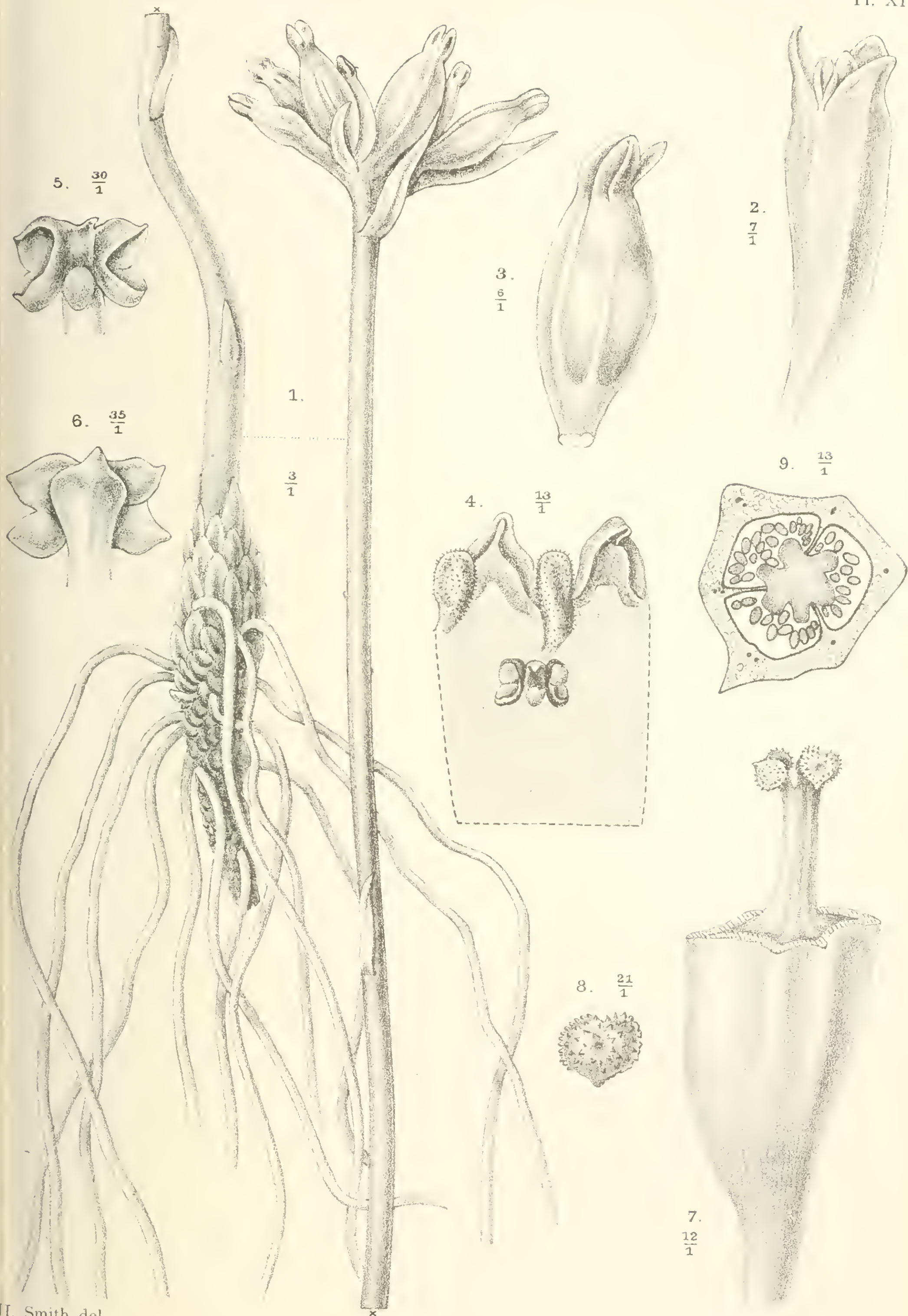


B



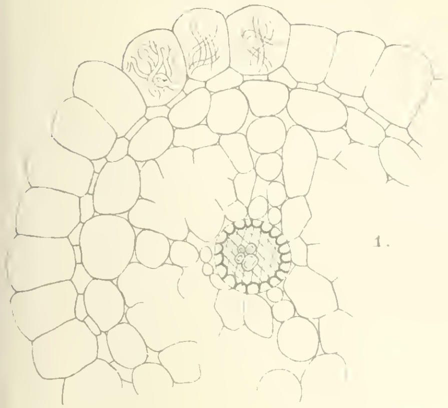
A

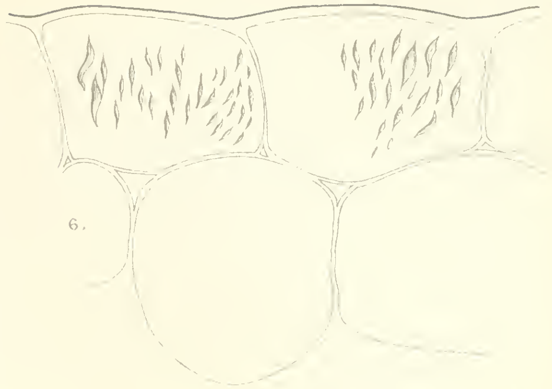
Fig. 5

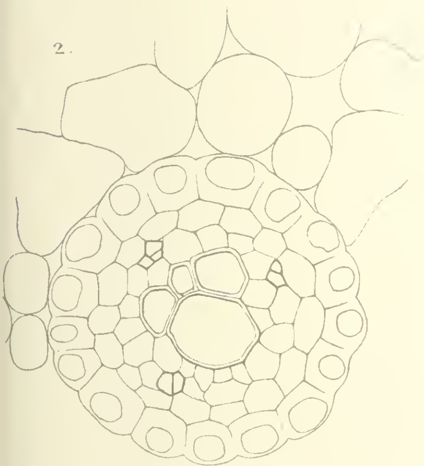


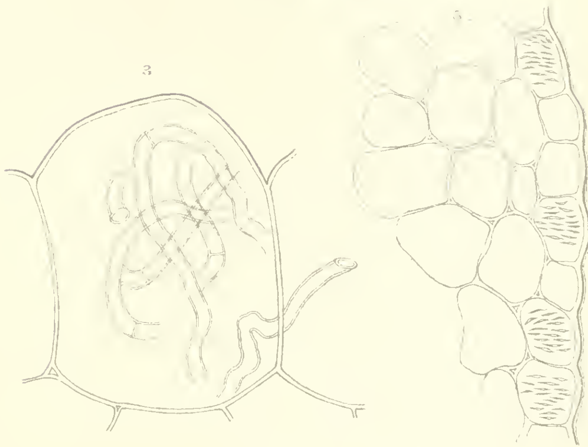
JJ. Smith del.

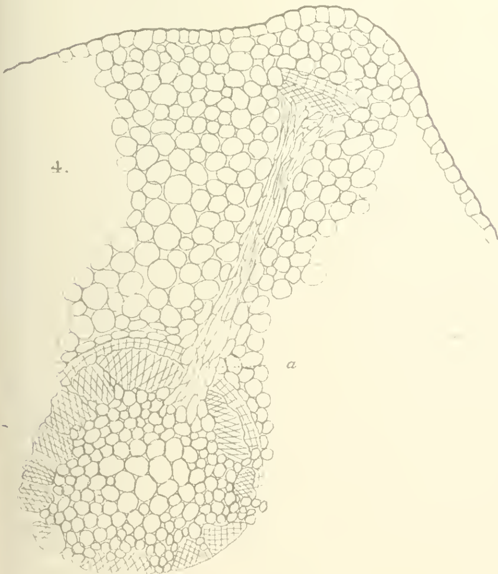
Fa. P. W. M. Trap impr.

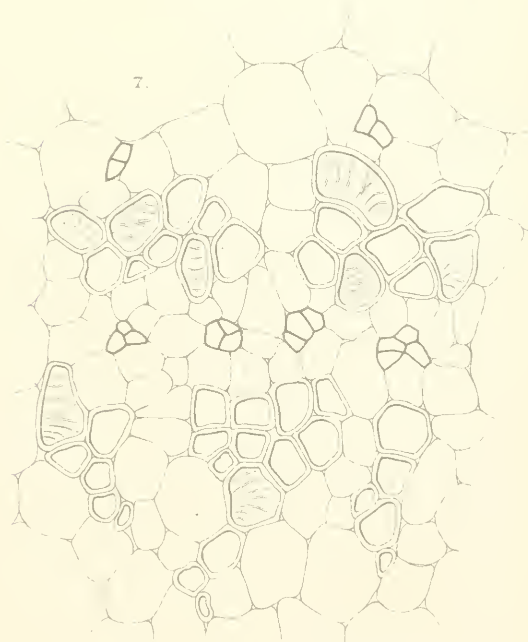




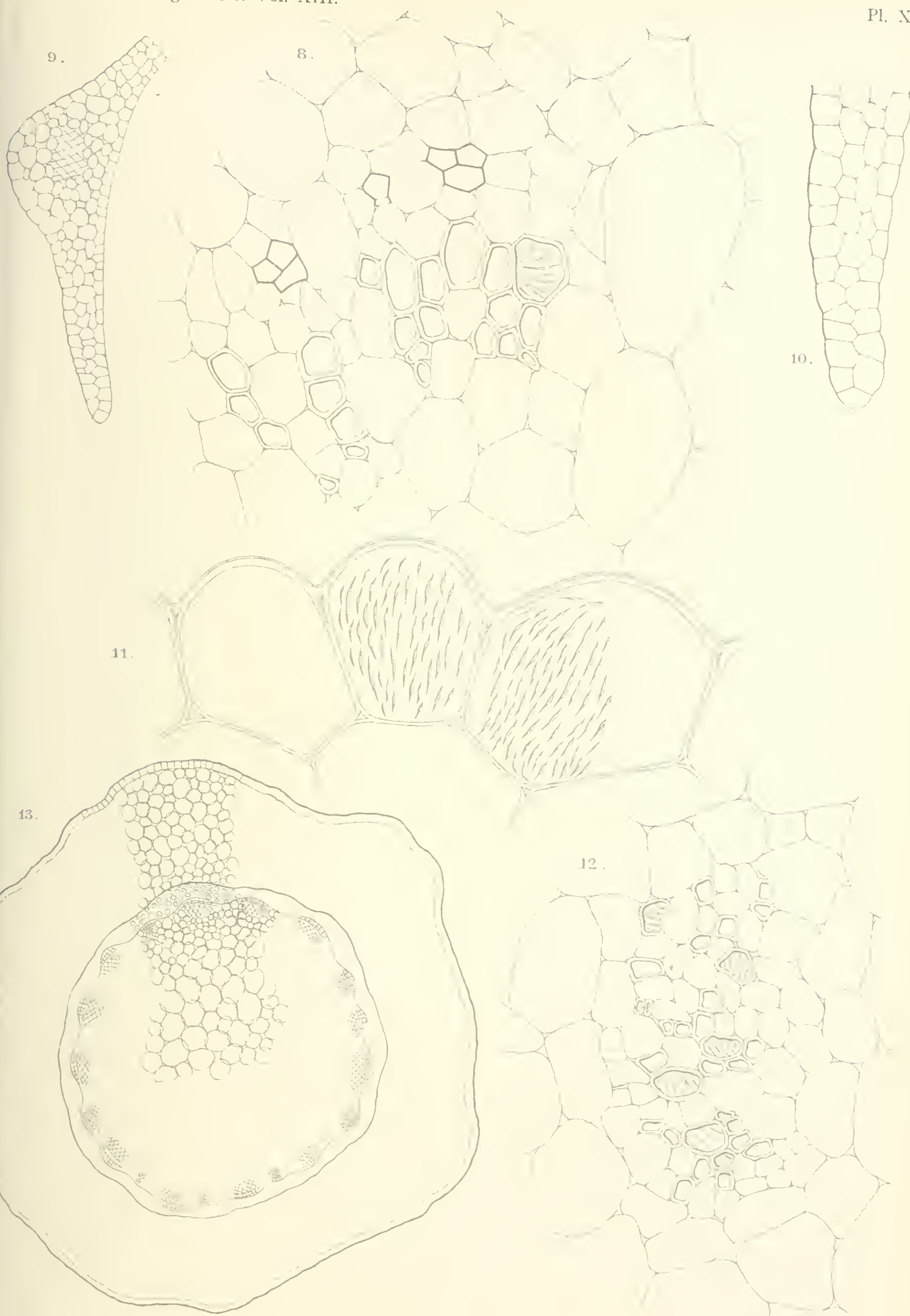






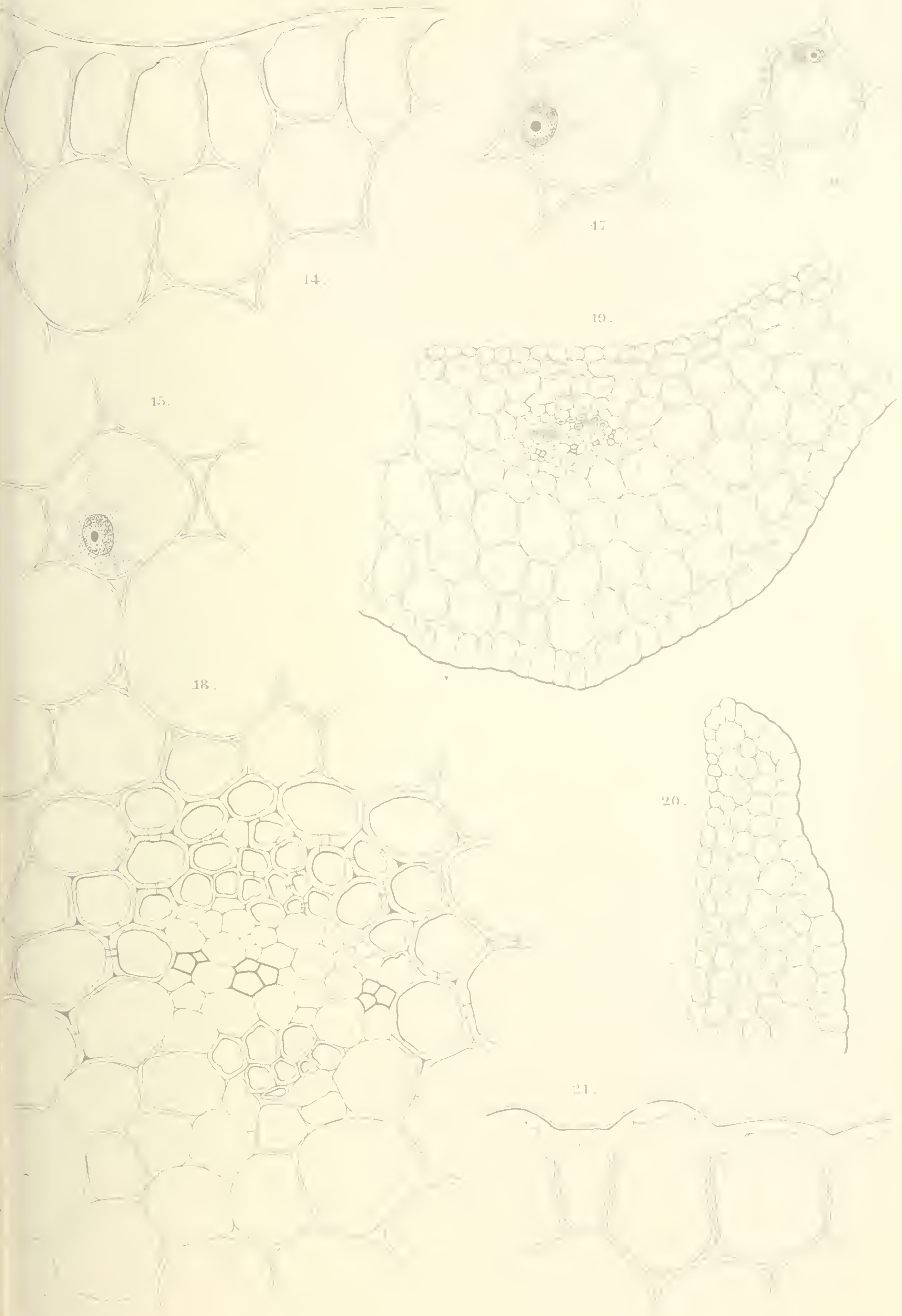


Ch. Bernard del. Fa. P. W. M. Trap impr.

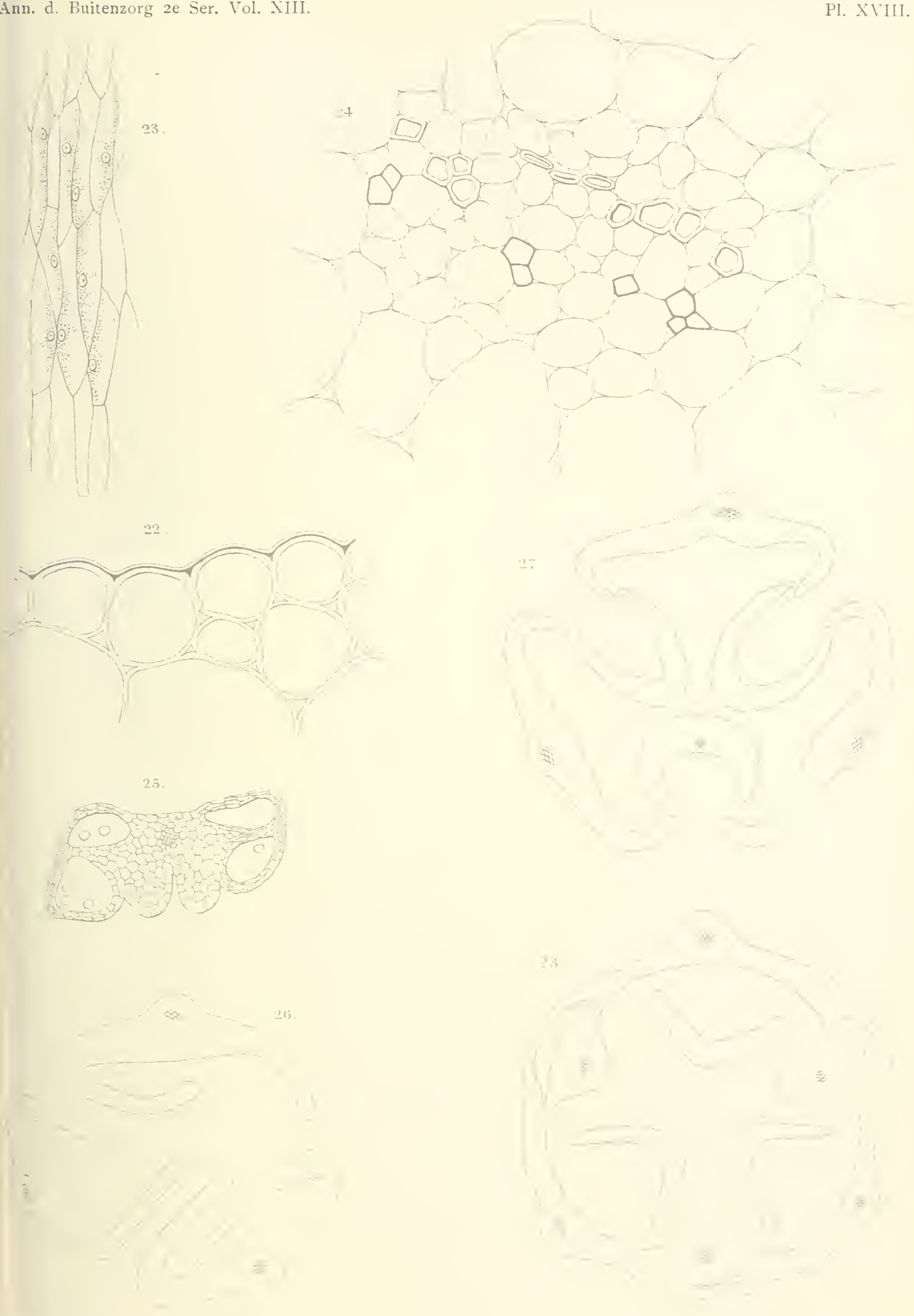


Ch. Bernard del.

Fa. P. W. M. Trap impr.

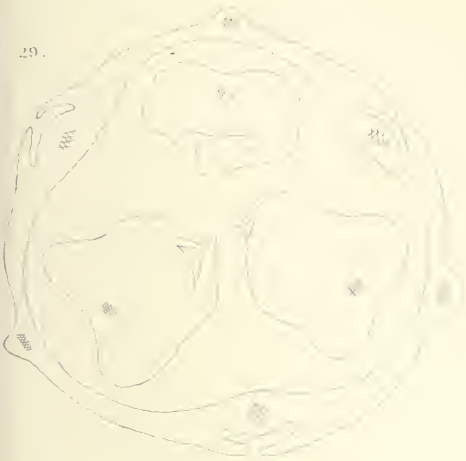


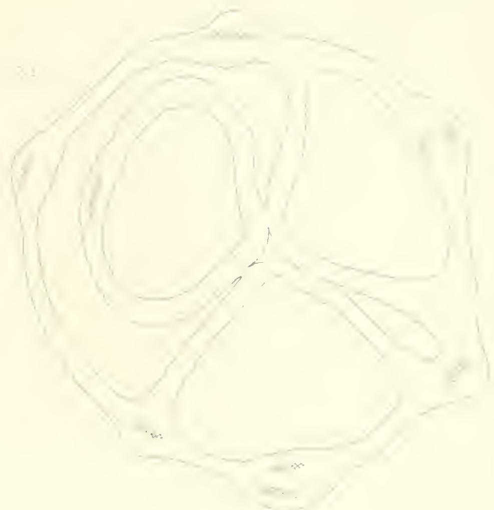
G. Bernard del. Fa. P. W. M. Trap impr.

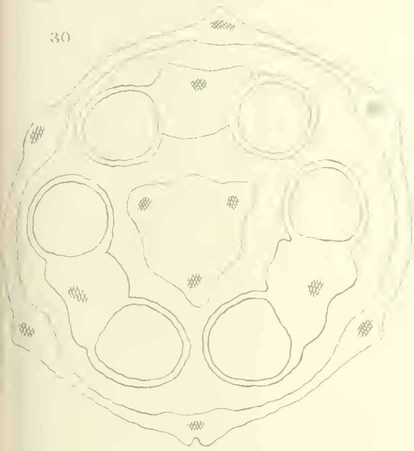


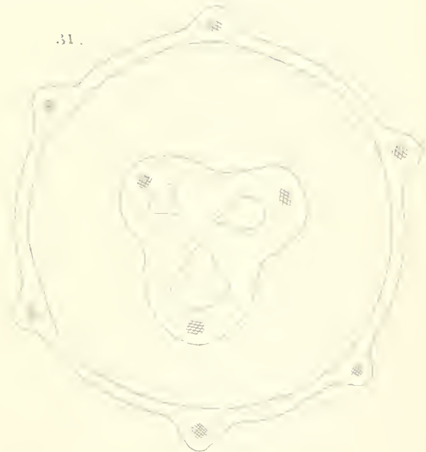
h. Bernard del.

Fa. P. W. M. Trap impr.





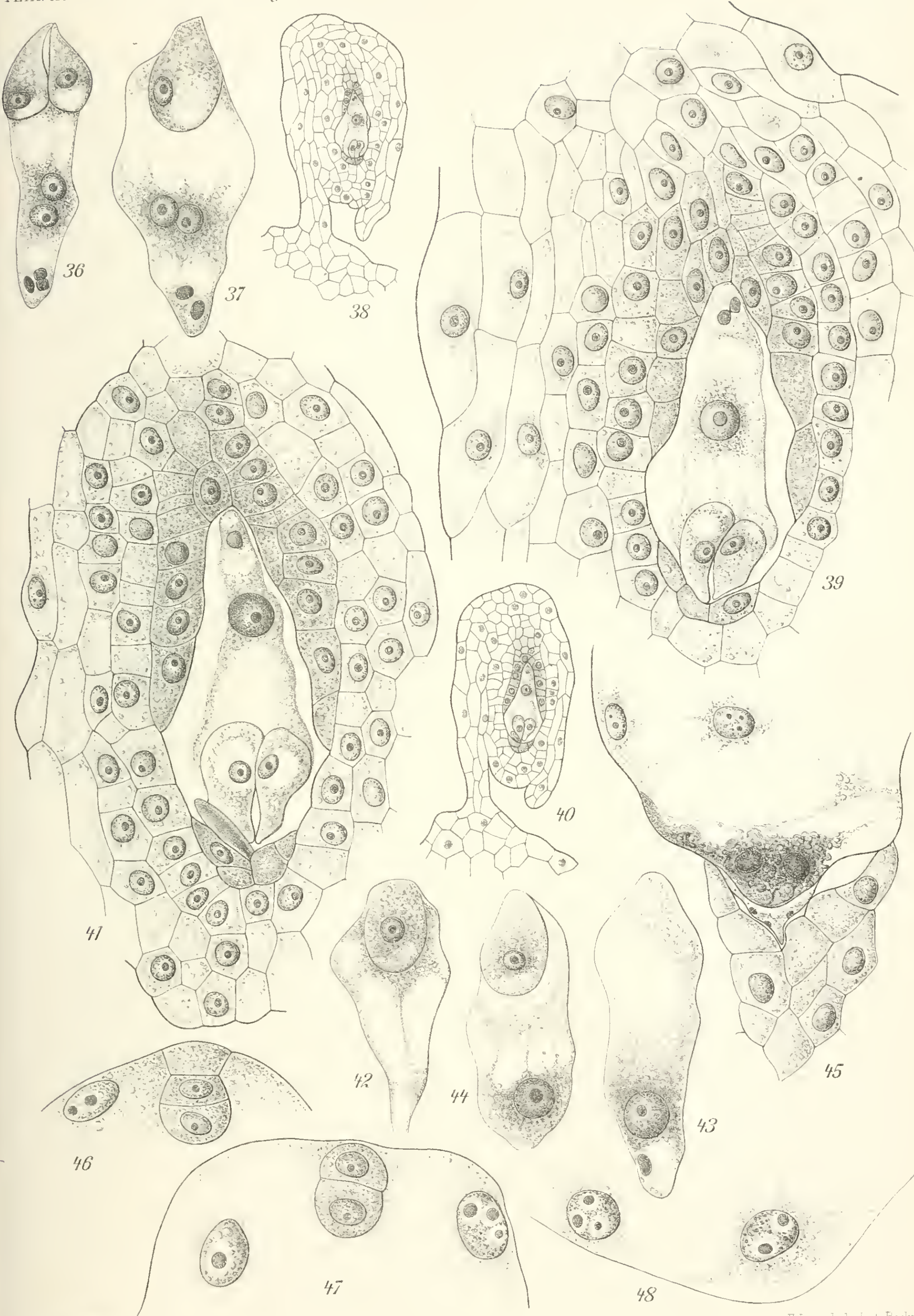


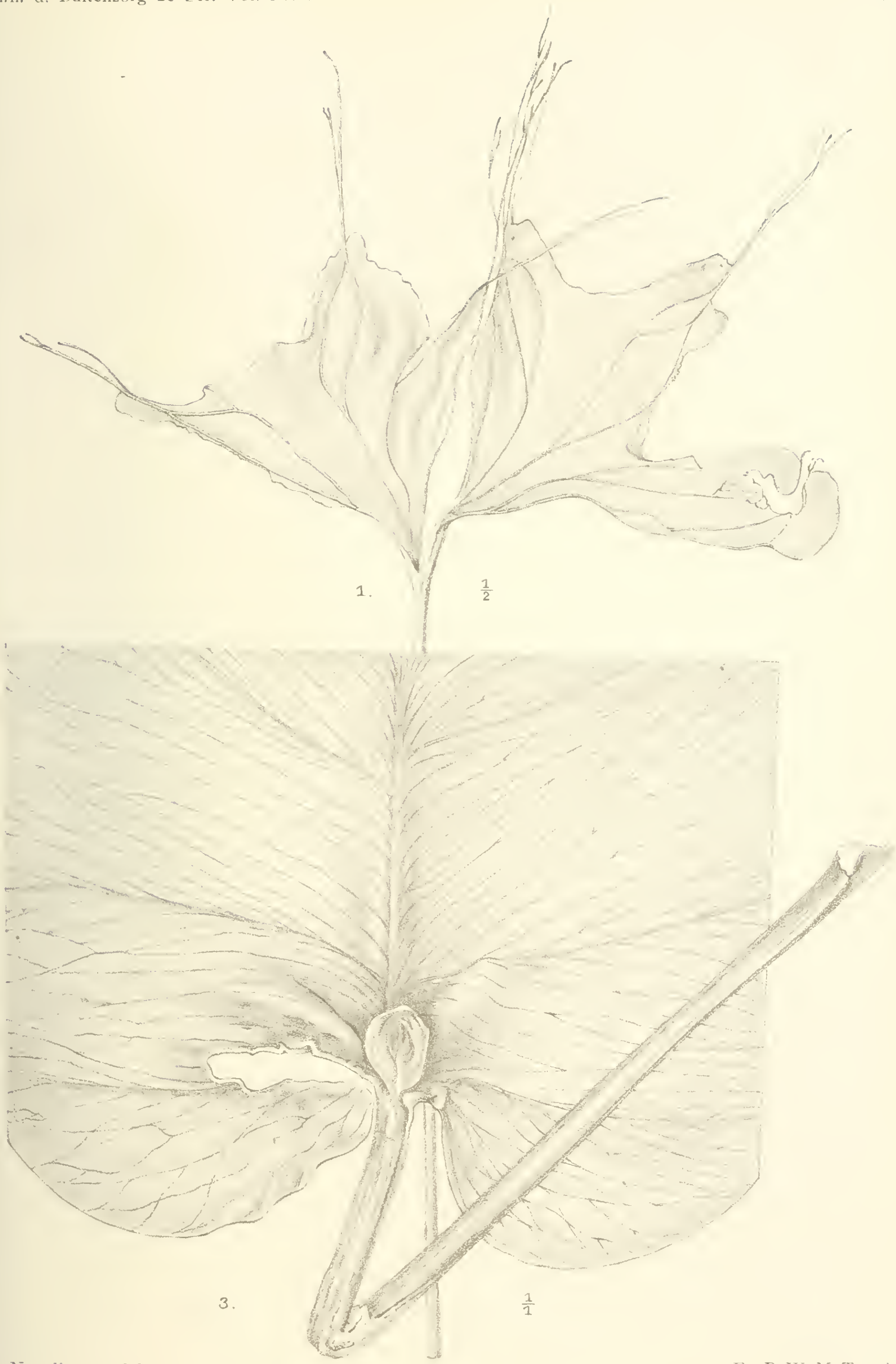






Ch. Bernard del. Fa. P. W. M. Trap impr.


36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48



R. Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



R Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



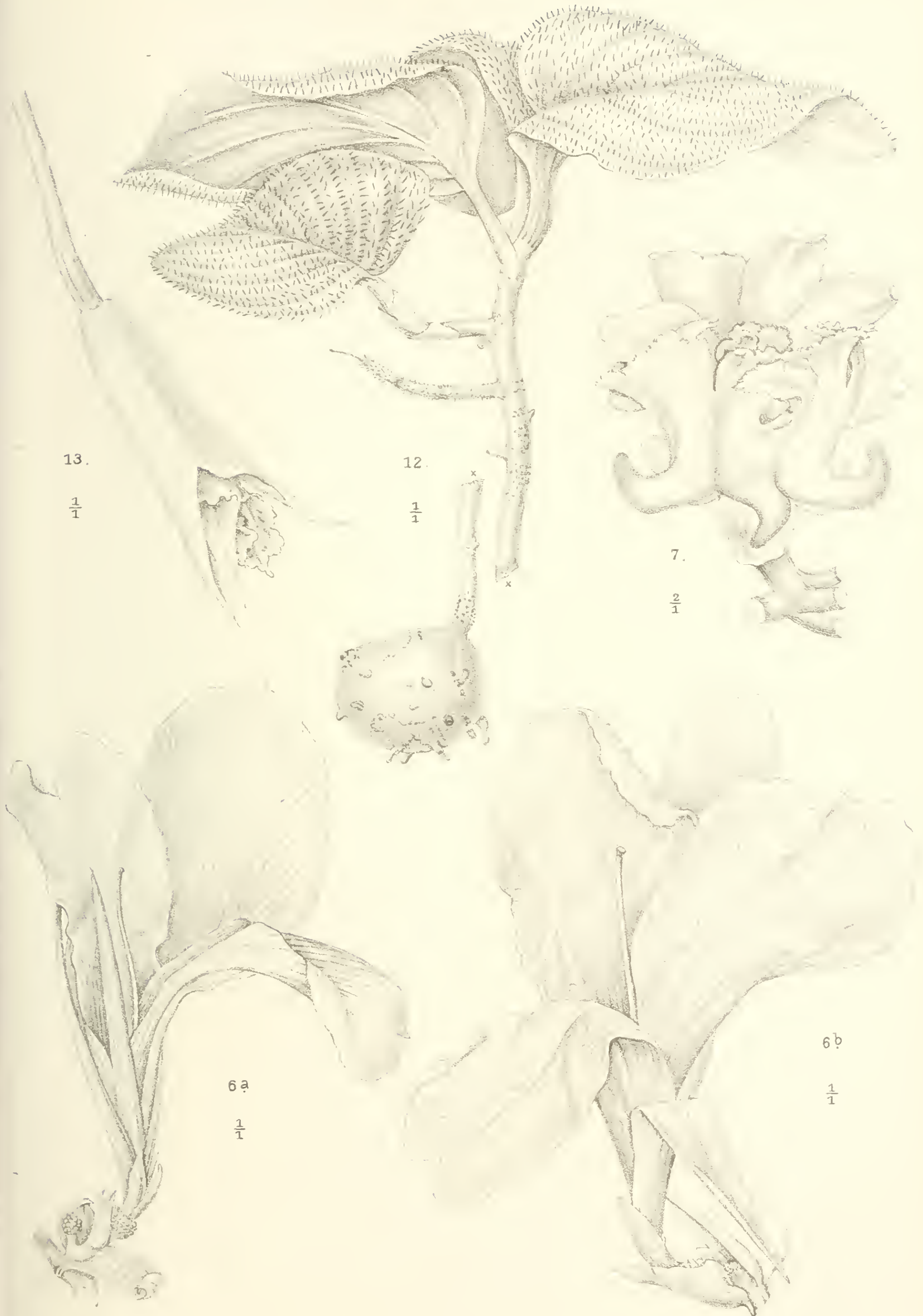
Controller of Moesi Oeloe. Phot.

Fig. 4.

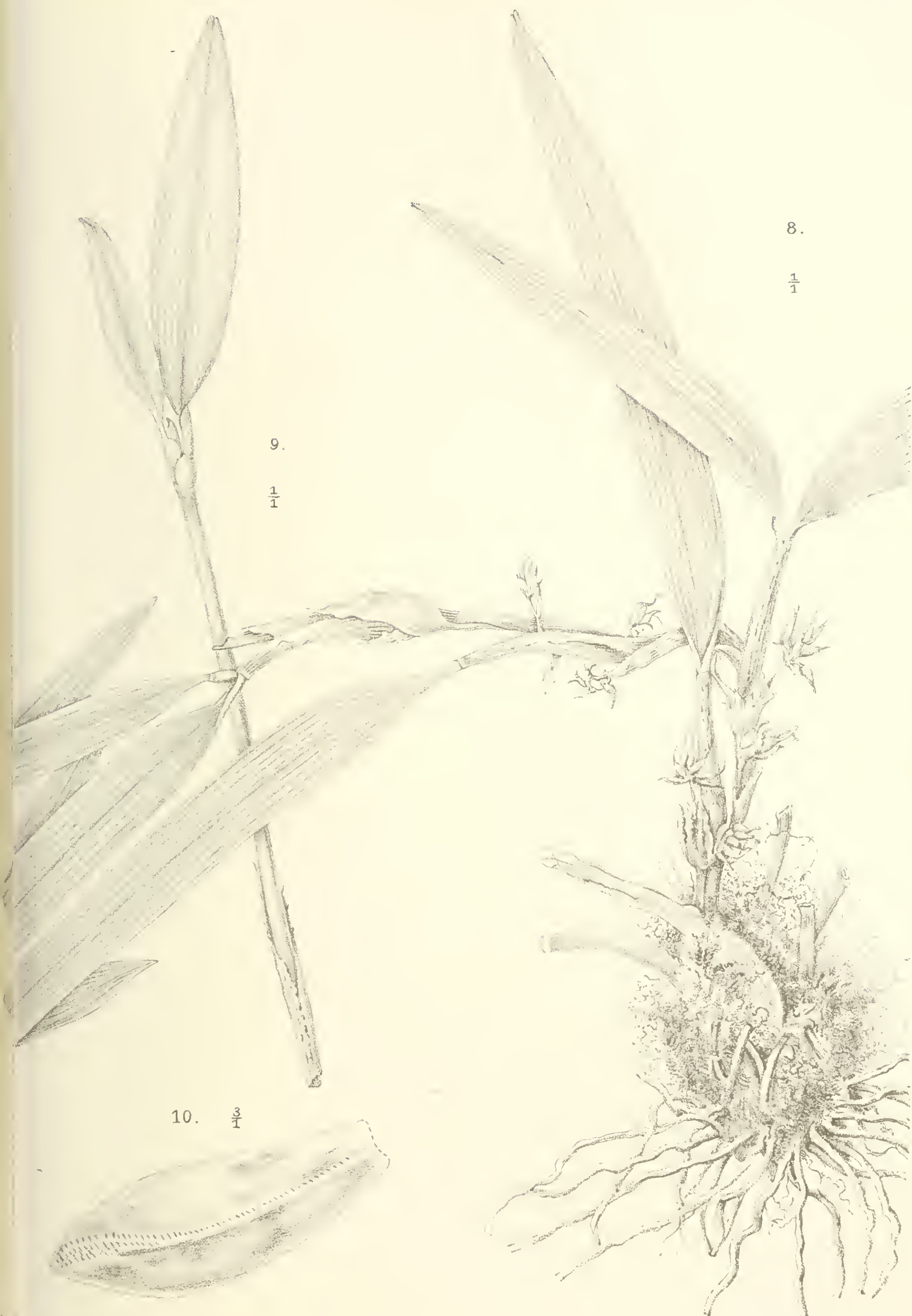


Mr. Sanders, Grisee. Phot.

Fig. 5.



R. Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



R. Natadipoera del.

Fa. P. W. M. Trap impr.



. Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



R. Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



R. Natadipoera del.

Fa. P. W. M. Trap impr.

A

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

(Volume XXIX.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME XIV.

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG.

DIRIGÉES PAR

J. C. KONINGSBERGER
Directeur du Jardin

ET

CH. BERNARD
Docteur ès Sciences.

(Volume XXIX).
DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME XIV.



LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1916

IMPRIMERIE ci-devant E. J. BRILL — LEIDE.

TABLE DES MATIÈRES.

RELIQUIAE TREUBIANAE.

Lorsque le regretté Directeur de l'Agriculture des Indes Néerlandaises, feu M. TREUB, quitta Java en 1909, il avait l'intention, maintenant, qu'il en aurait le loisir, de s'occuper d'investigations embryologiques. Dans ce but il avait fait pendant les dernières années de son séjour à Java une grande collection de fleurs et de fruits dans différents stades de développement. Malheureusement, il n'a pu commencer ces investigations, une mort prématurée l'ayant arraché à la science, qui espérait encore obtenir tant de beaux travaux de sa main.

Comme il serait à regretter, si la belle collection, réunie par TREUB restait sans usage pour la science, Madame V[ve] TREUB m'a prié de vouloir m'occuper de ces matériaux, soit en les employant pour mes propres investigations, soit en cherchant des savants, qui voudraient bien les recevoir pour leurs recherches. J'ai accepté bien volontiers cette proposition de M[me] TREUB, non seulement parcequ'il me serait possible de cette manière de faire preuve de mon grand respect pour la mémoire du savant que fut MELCHIOR TREUB, mais aussi parcequ'il me semblait que la science en pourrait gagner la connaissance de quelques faits nouveaux. Sur ma demande, plusieurs savants ont bien voulu m'accorder leur collaboration; un d'eux, STRASBURGER, hélas, a déjà été surpris depuis par la mort.

Le résultat de ces recherches sera publié dans ces Annales, bien entendu s'il en vaut la peine; car il va de soi, que parmi les matériaux réunis par TREUB, il s'en trouvera, une fois à

l'étude, qui seront dans un état insuffisant pour les investigations. D'accord avec la Rédaction de ces Annales, M. M. Koningsberger et Bernard, ces recherches paraîtront sous le titre général de „Reliquiae Treubianae", comme un dernier hommage au savant à qui la science des pays tropicaux doit tant. Quoique la plupart des investigations publiées sous ce titre se porteront donc sur les matériaux, réunis par Treub lui-même, la Rédaction ne sera pas trop-exclusive sous ce rapport et acceptera aussi des travaux se rapportant à l'embryologie des plantes des Indes-Orientales généralement.

F. A. F. C. Went.

3

RELIQUIAE TREUBIANAE I.

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ANATOMIQUE DE L'OVULE ET DE LA GRAINE DES THYMÉLÉACÉES

PAR

PAUL GUÉRIN.

(Planches I—V).

Les travaux sur la structure anatomique de l'ovule et de la graine des Thyméléacées sont peu nombreux. Ceux de VESQUE d'abord, de PROHASKA et de STRASBURGER ensuite, et tout récemment ceux d'I. OSAWA, ne concernent pour ainsi dire que l'origine et l'organisation définitive du sac embryonnaire dans les genres *Daphne*, *Wikstrœmia* et *Gnidia*. Plus étendues sont les recherches de H. WINKLER sur la parthénogenèse dans le *Wikstrœmia indica* (L.) C. A. Mey.

Quant aux transformations que subissent les diverses parties de l'ovule, et en particulier les téguments ovulaires, au cours de la maturation de la graine, elles n'ont été suivies que par H. BEAUREGARD, avec beaucoup d'exactitude, il est vrai, dans les *Daphne Laureola*, *D. Gnidium* et *D. Mezereum*.

En raison d'une documentation aussi incomplète, nous avons cru intéressant de reprendre l'étude anatomique de l'ovule et de la graine des Thyméléacées, en la poursuivant dans la presque totalité des genres que comprend cette famille.

Avant d'aborder l'exposé de nos recherches, il est de notre devoir de remercier tous ceux qui ont facilité notre tâche, en réservant à nos demandes d'échantillons l'accueil le plus favorable: M. POIRAULT, Directeur de la Villa Thuret, à Antibes,

qui, par l'intermédiaire de ses correspondants, nous a procuré de nombreuses espèces du Cap et de Natal ; le Professeur E. Gilg ; le Dr. Aug. Chevalier ; le Professeur Lignier, de Caen ; M. J. C. Koningsberger, Directeur du Jardin botanique de Buitenzorg ; le Professeur Lecomte ; le R. P. Duss de Basse Terre, Guadeloupe ; le Dr. J. B. Overton, de Madison, Wis. ; M. Ph. de Vilmorin ; M. Jeanpert, Conservateur de l'herbier Cosson-Durand ; le Dr. Offner de Grenoble ; MM. les Directeurs des Jardins botaniques de Montpellier, de Bordeaux, de Kew, de Sydney et de Tiflis ; Lan, Directeur des Services agricoles et commerciaux de la Cochinchine, à Saïgon ; le Professeur Johow, de Santiago de Chili ; E. Berger, Directeur du Jardin botanique de la Mortola ; Gandoger ; G. E. Oliver, de East London ; Douteau ; J. F. Roig, de Santiago de las Vegas, à Cuba.

Mais cette liste ne saurait être close, sans y ajouter le nom de M. Treub qui, au début de nos recherches, alors qu'il dirigeait encore avant tant de science le Jardin botanique de Buitenzorg, nous adressait, avec la plus grande complaisance, les premiers matériaux de Thyméléacées exotiques. Nous sommes heureux d'apporter ici, comme un hommage à sa mémoire, les résultats de notre travail que MM. Koningsberger et Ch. Bernard ont accueilli avec une bienveillance dont nous ne saurions trop les remercier.

I. STRUCTURE DE L'OVULE.

Formé le plus souvent d'un seul carpelle, l'ovaire des Thyméléacées ne renferme alors, comme on le sait, qu'un seul ovule anatrope pendant, à raphé ventral, faiblement relié à la paroi ovarienne, au voisinage de son extrémité supérieure.

Dans la tribu des Aquilarioïdéées (*Aquilaria*, *Gyrinopsis*, *Gyrinops*) et dans celle des Phalérioïdéées (*Phaleria*, *Peddiea*), on trouve, au contraire, deux carpelles concrescents en un ovaire à loges également uniovulées. Ces carpelles sont au nombre de quatre dans les *Octolepis* que l'on rattache à présent aux Thyméléacées.

Téguments ovulaires. — L'ovule des Thyméléacées est toujours pourvu de deux téguments protégeant un épais nucelle dont la partie centrale est occupée par le sac embryonnaire.

A l'état adulte, c'est-à-dire au moment où, l'appareil sexuel étant complètement développé, la fécondation est possible, le tégument externe ne comprend jamais plus de 6 assises de cellules. Parmi les espèces que nous avons étudiées, nous n'avons observé que 3 à 4 assises cellulaires dans les *Aquilaria*, *Gnidia*, *Struthiola*, *Wikstrœmia*, *Thymelaea*, *Ovidia*, *Cryptadenia*, *Lachnaea*, *Passerina*, *Pimelea*, *Drapetes*, 4 à 5 dans les *Peddiea*, *Daphnopsis*, *Edgeworthia*, *Dais*. On en trouve jusqu'à 6 dans certains *Phaleria* (= *Drymispermum*), les *Lagetta*, *Dirca*, *Chymococca*. Dans les *Daphne*, le nombre des assises varie de 4 à 6, suivant l'espèce considérée.

Au même stade, on ne compte guère, dans le tégument interne, qu'une à deux assises de plus que dans le tégument externe. Le nombre des assises, dans les deux téguments, est parfois même équivalent (*Lagetta*, *Wikstrœmia*, *Edgeworthia*, *Dirca*, etc.).

Parmi les assises qui constituent ces enveloppes ovulaires, une, en particulier, se fait remarquer de très bonne heure par l'allongement de ses cellules dans le sens radial: c'est la première assise du tégument interne (Pl. III, fig. 20 et Pl. IV, fig. 29) qui formera l'„*assise scléreuse*" de la graine mûre.

Chez certaines espèces (*Thymelaea hirsuta* Endl., *Gnidia tomentosa* Eckl. ex Meissn., *Daphnopsis Swartzii* Meissn. Pl. III, fig. 19 par ex.), l'assise interne du tégument externe diffère aussi, dès le jeune âge, des assises extérieures, par le grand développement que prennent ses cellules.

Dans la région du micropyle, où le tégument interne surtout est plus épais que dans la zone moyenne de l'ovule, les téguments ovulaires peuvent affecter, selon le genre considéré, une disposition différente. Dans la plupart des genres, ils se prolongent suivant le grand axe du nucelle ou ne s'incurvent que très légèrement. Au contraire, chez les *Pimelea* et surtout les *Cryptadenia breviflora* Meissn. et *Passerina filiformis* L. (Pl. I, fig. 2), ils sont fortement recourbés.

Chez les *Gnidia* (Pl. I, fig. 3), le tégument interne (*ti*) demeure dressé, tandis que l'externe (*te*) se rabat pour recouvrir l'endostome.

Le tégument externe, gêné dans son développement, forme fréquemment, chez le *Peddiea africana* Harv., de nombreux replis au-dessus du tégument interne.

Par suite d'une croissance trés marquée de la région profonde du nucelle, à un moment donné du développement de l'ovule, le tégument interne se trouve, dans les *Phaleria* (Pl. I, fig. 8), beaucoup plus court que le tégument externe, dont il ne demeure distinct que sur une certaine étendue. Son tissu se confond, sur le tiers inférieur de la hauteur de l'ovule, avec le tissu nucellaire proprement dit.

Obturateur [1]) des Thyméléacées. — H. Winklær [2]) a signalé, chez le *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey., l'existence d'un tissu obturant le micropyle et provenant de l'accolement de longues cellules de la base du canal du style. Bien qu'il reconnaisse qu'il n'y a pas forcément relation causale directe entre les deux phénomènes, ce savant se demande s'il n'y a pas lieu de rapporter à la présence de ce tissu, la production parthénogénétique qu'il a constatée dans cette Thyméléacée.

D'après Strasburger [3]), la structure de l'obturateur du *Wikstroemia* n'est pas de nature à empêcher la pénétration du tube pollinique. Ce dernier serait plutôt guidé dans sa course par les cellules soi-disant obturatrices, qui rempliraient d'ailleurs un rôle analogue dans les *Daphne Mezereum* L., *D. alpina* L. [4]), et *Gnidia carinata* Thbg.

---

1) Nous désignons ainsi l'ensemble des cellules, parfois très allongées, de la base du canal du style, qui pénètrent plus ou moins profondément dans le micropyle, sans attribuer à ce massif cellulaire une véritable fonction obturatrice.

2) H. Winkler, Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2e série, vol. V, 1905—1906, p. 227—228.

3) E. Strasburger, Die Apogamie von Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. und das Verhalten der normalgeschlechtlichen Thymeläaceen (*Hist. Beitr.* VII, 1909, p. 83—84).

4) Vesque (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6è s., VIII, 1879, p. 339) mentionne, chez les *Daphne*, sur le sommet du nucelle, un gros tampon de tissu conducteur descendant du sommet de l'ovaire.

Nous sommes d'autant plus porté à adopter la seconde manière de voir, que les espèces que nous venons de citer ne sont pas les seules à posséder cet obturateur qui pourrait être, d'après Winkler, chez le *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey., la cause déterminante de la parthénogenèse. Nous avons constaté, en effet, chez les *Thymelaea Passerina* Coss. et Gren. (Pl. I, fig. 7) et *T. hirsuta* Endl., l'existence d'un tissu absolument identique (*obt*) qui, bien avant la constitution définitive du sac embryonnaire, recouvre déjà largement le sommet du nucelle.

De plus, non seulement dans les *Daphne* et *Gnidia* (Pl. I, fig. 3), mais encore chez beaucoup d'autres Thyméléacées (*Peddiea*, *Lagetta*, *Passerina*, *Chymococca*, etc.), on peut voir de nombreuses cellules de la région inférieure du canal du style se diviser et s'allonger pour pénétrer plus ou moins profondément dans le micropyle. Dans le *Passerina filiformis* L. (Pl. I, fig. 2), le tégument interne semble s'entr'ouvrir, à la façon d'un bec, pour les recevoir. Chez le *Peddiea africana* Harv., on rencontre ces cellules, sous l'aspect de longs poils pluricellulaires, non seulement dans le micropyle lui-même, mais encore entre le tégument interne et le tégument externe.

L'envahissement du micropyle par des poils de cette nature mérite surtout d'être signalé chez le *Chymococca empetroides* Meissn. (Pl. I, fig. 1). Formés de cellules à parois minces, ces poils pénètrent jusqu'au voisinage du nucelle. On les retrouve encore, après la fécondation, pourvus d'un noyau très net et d'un protoplasme assez abondant.

En résumé, il n'est pas prouvé que dans les *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey., *Thymelaea Passerina* Coss. et Gren. et *T. hirsuta* Endl., l'obturateur soit susceptible d'entraver la fécondation; il y a même tout lieu de supposer que les cellules qui garnissent l'entrée du micropyle dans un grand nombre d'espèces, sont plutôt de nature à la favoriser. Le fait, en tout cas, ne semble pas douteux en ce qui concerne les longs poils pluricellulaires du *Chymococca empetroides* Meissn. et les

cellules du *Passerina filiformis* L., dont le rôle est certainement de guider le tube pollinique [1]).

Sac embryonnaire. — Les observations que nous avons faites sur l'origine du sac embryonnaire chez les Thyméléacées nous ont conduit à des résultats qui concordent, dans leur ensemble, avec ceux obtenus antérieurement par H. WINKLER [2]), STRASBURGER [3]) et I. OSAWA [4]).

Chez le *Daphnopsis Swartzii* Meissn., par exemple (Pl. II, fig. 11), la cellule axile sous-épidermique du nucelle se distingue de ses voisines, par la grosseur de son noyau et l'abondance de son protoplasme, avant la première ébauche des téguments ovulaires. Cette cellule se divise ensuite transversalement pour donner l'initiale de la calotte et la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire. Par suite de cloisonnements ultérieurs de la calotte (Pl. II, fig. 12 et 13), la cellule-mère primordiale se trouve bientôt assez profondément enfoncée dans le nucelle. Cette cellule-mère donne successivement quatre cellules-filles (Pl. II, fig. 13) dont l'inférieure devient la plus grande et refoule les trois autres. C'est la cellule-mère du sac embryonnaire dont la division du noyau s'accomplit dans la suite, comme à l'ordinaire (Pl. II, fig. 14 et 15), jusqu'à la constitution définitive du sac, dont l'appareil sexuel est relativement peu développé, et dont la portion inférieure rétrécie loge toujours plus de trois antipodes (Pl. II, fig. 16). Les noyaux polaires demeurent longtemps accolés avant de se fusionner.

Dans le *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey., la cellule-mère primordiale deviendrait directement, dans la plupart des cas, d'après H. WINKLER [5]), la cellule-mère définitive du sac embryon-

---

1) Dans le *Naias major* où L. GUIGNARD a signalé (*Journ. de Bot.*, XV, 1901, 205—213, 15 fig.) la présence de longues et grosses cellules en forme de poils recouvrant le micropyle, la fécondation ne se trouve nullement entravée.

2) H. WINKLER, loc. cit.

3) STRASBURGER, loc. cit.

4) I. OSAWA, On the development of the pollen-grain and embryo-sac of Daphne, with special reference to the sterility of Daphne odora (*Journal of the College of Agriculture*, Imp. Univ. of Tokyo, 1913, 237—264, 3 pl.).

5) H. WINKLER, loc. cit., p. 228.

naire. Lorsqu'elle se divise, elle ne formerait que deux cellules-filles dont l'inférieure donnerait le sac embryonnaire. Strasburger [1]) a toujours observé, dans cette même espèce, au moins deux cellules-filles, quelquefois trois et même quatre.

La division de la cellule-mère primordiale en quatre cellules-filles est aussi la règle chez les *Daphne alpina* L. et *Gnidia carinata* Thbg. étudiés par cet auteur, dans le *Daphne odora* Thunb. observé par I. Osawa [2]), et nous avons pu faire une semblable constatation chez le *Daphne Gnidium* L.

Dans le sac embryonnaire adulte, la constitution de l'appareil sexuel est normale. Les noyaux polaires, pourvus d'un gros nucléole, se fusionnent d'ordinaire assez tardivement, pour former le noyau secondaire. La seule particularité intéressante offerte par ce sac réside dans le grand nombre d'antipodes qu'il possède le plus souvent.

La multiplicité des antipodes n'a été signalée jusqu'ici, parmi les Thyméléacées, que dans le genre *Daphne*, par K. Prohaska [3]), Strasburger [4]) et I. Osawa [5]). Or, ce fait semble être général dans la famille. Si, dans certaines espèces, le nombre des antipodes, tout en étant supérieur à trois, n'est que peu élevé, chez d'autres (*Thymelaea Passerina* Coss. et Gren. et *Dirca palustris* L., Pl. I, fig. 9 et 10, par ex.), il est considérable, et les antipodes, toujours petites, forment alors un massif cellulaire plus ou moins volumineux dans le cul-de-sac chalazien.

Nucelle et Hypostase. — Le nucelle, dans lequel le sac embryonnaire se trouve plus ou moins profondément enfoncé, est toujours volumineux, et persiste très longtemps dans la suite du développement de l'ovule. Il possède constamment, dans le tissu sous-jacent au sac embryonnaire, un groupe de cellules nettement différenciées par la nature de leur membrane

---

1) Strasburger, loc. cit. p. 69.

2) I. Osawa, loc. cit.

3) K. Prohaska, Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung Daphne (*Bot. Zeitung*, LII, 1883, 865—866, pl. VIII).

4) Strasburger, Die Endospermbildung bei Daphne (*Ber. d. d. bot. Ges.*, II, 1884, p. 112—114).

5) I. Osawa, loc. cit.

qui, tout en demeurant mince, se colore fortement par les réactifs de la lignine, tels que la fuchsine ammoniacale et le vert d'iode. C'est l'„*hypostase*" de VAN TIEGHEM [1]).

Cette hypostase, qui apparaît plus ou moins hâtivement, suivant les espèces, est située le plus souvent très profondément dans le nucelle, c'est-à-dire dans la région de la chalaze. Tel est le cas, par exemple, pour les *Wikstroemia*, *Thymelaea*, *Daphnopsis*, *Edgeworthia*, *Peddiea*, *Phaleria*, etc.

Chez le *Thymelaea Passerina* Coss. et Gren., l'hypostase se présente sous l'aspect d'un massif cellulaire assez épais. Dans les *Phaleria* (= *Drymispermum revolutum* Teijsm. et Binn., *hyp*, Pl. I, fig. 8), *Peddiea africana* Harv. (*hyp*, Pl. IV, fig. 31) et *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey., elle affecte la forme d'une cupule relevée sur ses bords.

Dans l'*Edgeworthia Gardneri* Meissn., l'hypostase est réduite à une lame assez large, mais relativement mince.

Chez le *Daphnopsis Swartzii* Meissn. (*hyp*, Pl. II, fig. 18) et le *Chymococca empetroides* Meissn., l'hypostase, voisine de la chalaze, s'épaissit, en son milieu, en une petite colonne qui s'élève dans l'axe du nucelle.

L'hypostase apparaît de très bonne heure, dans le *Dirca palustris* L., au voisinage du sac embryonnaire, sous forme d'une coupe étroite qui entoure le massif antipodial. Dans la suite du développement, l'hypostase arrête momentanément, vers le bas, l'allongement du sac embryonnaire mais, sur les côtés, le nucelle entre en voie de résorption et, à un moment donné, la cupule surélevée (*hyp*, Pl. I, fig. 6) forme une sorte de cratère dans lequel des noyaux d'albumen ont pris la place des antipodes.

Sous la poussée de l'albumen et des cotylédons, cette hypostase sera, dans la suite, écrasée et plus ou moins résorbée en même temps que le tissu sous-jacent. Mais, dans la graine mûre, on pourra observer, au voisinage immédiat de la chalaze,

---

1) VAN TIEGHEM, L'Hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables (*Bull. du Muséum*, VII, 1901, p. 412—418) et L'Hypostase dans le fruit et dans la graine (*Bull. du Muséum*, VIII, 1902, p. 43—47).

une étroite lame subérifiée qui doit être considérée comme une seconde hypostase.

Dans le *Daphne Laureola* L. (Pl. I, fig. 4), l'hypostase (*hyp*) occupe la base du nucelle. A l'origine, elle se trouve séparée du sac embryonnaire par une épaisse couche de tissu nucellaire dont les cellules, contrairement à celles de l'hypostase, conservent pendant un certain temps leur vitalité. Mais, à un stade ultérieur, ces cellules perdent leur contenu, et affectent tous les caractères de celles de l'hypostase. Le massif ainsi différencié offre la forme d'un tronc de cône reposant sur l'hypostase. Le tout présente l'apparence d'un chapeau à bords larges et relevés que garnissent, sur ses côtés, des noyaux d'albumen, tandis que sur la partie supérieure reposent les antipodes que l'on retrouve encore à un stade avancé du développement de l'ovule, recouvertes elles-mêmes par l'albumen. Dans la graine mûre, ce monticule est fortement écrasé.

Chez les *Daphne Mezereum* L., *D. Gnidium* L. et *D. striata* Tratt. (Pl. I, fig. 5), l'hypostase (*hyp*) offre l'aspect de celle du *D. Laureola* L., mais le petit massif particulier qui la surmonte n'y atteint jamais le même développement.

II. DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE EN GRAINE.

Il y a peu de familles chez lesquelles la graine, et en particulier le tégument séminal, présente, dans sa structure, une plus grande homogénéité que dans les Thyméléacées. Que le fruit soit, en définitive, un akène (*Pimelea*, *Thymelaea*, etc.), une baie (*Daphne*, *Wikstrœmia*, *Dirca*, etc.), une drupe (*Phaleria*, *Peddiea*, etc.) ou une capsule loculicide (*Aquilaria*, *Octolepis*, etc.), les modifications qui s'opèrent au cours du développement de l'ovule jusqu'à la maturité de la graine sont sensiblement identiques, dans toutes les espèces chez lesquelles il nous a été possible de les suivre. Aussi nous suffira-t-il de les considérer, en détail, chez l'une d'elles, le *Daphnopsis Swartzii* Meissn., par exemple. Après cette étude, aucune difficulté ne s'offrira pour établir, chez les Thyméléacées dont nous n'avons pu ob-

server que la graine mûre, l'origine des couches dont se compose l'enveloppe séminale.

Daphnopsis Swartzii Meissn.

L'ovule, assez largement inséré sur la paroi de l'ovaire (Pl. II, fig. 17), possède, à l'état adulte, dans sa région moyenne, un tégument externe de 4—5 assises de cellules et un tégument interne de 5 assises (Pl. III, fig. 19). Le sac embryonnaire occupe la partie supérieure du nucelle qni est très épais. Il ne présente d'autre particularité que d'être pourvu (Pl. II, fig. 16), ainsi que nous l'avons indiqué précédemment, de plus de 3 antipodes (5 à 6 généralement).

Les deux téguments demeurent, pendant un certain temps, d'épaisseur égale, mais une différenciation marquée apparaît bientôt dans le tégument externe : les cellules de l'assise interne, assez riches en amidon, prennent un accroissement beaucoup plus considérable que les autres. Dans le tégument interne, les cellules de la première assise ne tardent pas non plus à se distinguer très nettement, par leurs plus grandes dimensions, des cellules sous-jacentes dans lesquelles on observe encore, à ce stade, un peu d'amidon.

La différenciation de ces assises ne fait que s'accentuer dans la suite. De plus, en même temps que s'allongent fortement dans le sens radial les cellules de la première assise du tégument interne (*ti*, Pl. III, fig. 20), celles qui composent la dernière assise de ce tégument épaississent légèrement leurs parois qui prennent les réactions de la lignine.

A ce stade (Pl. II, fig. 18), où le nucelle (*nuc*) est encore très épais, le sac embryonnaire, tapissé de nombreux noyaux d'albumen, s'est considérablement accru dans sa région inférieure, jusqu'à rejoindre l'hypostase (*hyp*) qui, en forme de cupule, se surélève en son milieu en un cône assez large à la base. Dans la partie supérieure du sac (*se*), l'embryon est encore peu développé, et constitué par un petit massif cellulaire arrondi.

A la maturité (Pl. III, fig. 21), le tégument externe (*te*) est

demeuré sans changement, mais le tégument interne (*ti*) se trouve assez profondément modifié. Les cellules de la première assise de cette seconde enveloppe se sont non seulement développées très fortement dans le sens radial, mais elles ont épaissi leurs parois au point de réduire presque à néant la cavité cellulaire. C'est à la sclérification de ces parois, finement ponctuées, et à la matière colorante brunâtre dont elles sont imprégnées, que la graine doit sa dureté et sa coloration. Nous désignons cette assise externe du tégument interne sous le nom d'„*assise scléreuse*" et nous lui conserverons la même dénomination chez les autres Thyméléacées [1]).

L'assise interne du tégument interne est nettement caractérisée, dans la graine mûre, par les épaississements réticulés qu'ont pris toutes ses cellules. Lorsqu'on veut séparer l'amande du tégument, cette assise reste adhérente à la surface de l'amande, sous l'aspect d'une mince pellicule qu'il est facile de détacher et d'examiner à plat. Le réticulum qu'offrent ses cellules est comparable, dans ces conditions, à celui qu'on rencontre chez le *Phaleria Cumingii* Villar (Pl. III, fig. 27). Il se colore en rouge par la fuchsine ammoniacale et en vert par le vert d'iode. En dehors de cette „*assise réticulée*", le parenchyme est assez fortement écrasé et plus ou moins résorbé, à l'exception de l'assise voisine de l'assise scléreuse.

Sous l'assise réticulée, les restes du nucelle (*nuc*, Pl. III, fig. 21) forment une couche relativement épaisse dans laquelle l'épiderme seul offre une structure cellulaire assez nette. Dans la région de la chalaze, au voisinage de l'hypostase, les débris nucellaires sont plus abondants et accumulés en une sorte de dôme.

L'albumen fait complètement défaut et n'existe même pas à l'état d'assise protéique. Il ne se rencontre que dans la région chalazienne où on peut en retrouver une à trois assises.

L'embryon, qui est droit, n'offre aucune particularité.

---

1) Dans le *Daphnopsis racemosa* Griseb., les cellules de l'assise scléreuse présentent les mêmes caractères que celles du *Daphnopsis Swartzii* Meissn., mais sont beaucoup moins longues.

En résumé, le tégument ovulaire externe persiste totalement dans la graine mûre du *Daphnopsis Swartzii* Meissn., ses cellules ayant conservé leurs parois minces et sans sculpture. Des 5—6 assises du tégument interne, trois sont demeurées intactes, dont deux, différenciées de bonne heure, l'assise externe et l'assise interne, contribuent, par leur structure et leur aspect, à imprimer à l'enveloppe de la graine une allure bien spéciale que nous retrouverons chez les autres Thyméléacées [1]).

— Autres Thyméléacées. —

A l'exception des *Synaptolepis*, *Dicranolepis*, *Craterosiphon*, qui offrent certaines particularités dont il sera question plus loin, toutes les Thyméléacées présentent, à peu de chose près, les mêmes caractères que le *Daphnopsis Swartzii* Meissn., tant au point de vue du développement de l'ovule que de la structure définitive de la graine. De légères variations méritent cependant d'être signalées. Nous les considérerons en étudiant, d'une part (A), les métamorphoses qui s'opèrent dans les téguments ovulaires pour donner le tégument séminal mûr, d'autre part (B), celles qui ont leur siège dans le nucelle et le sac embryonnaire.

A. — On a vu que, chez le *Daphnopsis Swartzii* Meissn., les téguments ovulaires ne modifient pas le nombre de leurs assises cellulaires, au cours de la transformation de l'ovule en graine. Ce caractère est presque de règle chez les autres Thyméléacées. Parmi les espèces chez lesquelles il nous a été possible de suivre les diverses phases du développement, les *Phaleria*, *Peddiea*, *Daphne* et *Ovidia*, nous ont, seuls, offert quelques exceptions.

Chez le *Phaleria* (= *Drymispermum revolutum* Teijsm. et Binn.), le nombre des assises cellulaires du tégument externe ne change pour ainsi dire pas, mais celui du tégument interne, qui est

1) Les transformations que subissent les enveloppes ovulaires au cours du développement de l'ovule en graine, chez le *Daphnopsis Swartzii*, sont analogues à celles que H. Beauregard (*loc. cit.*) a mentionnées pour les *Daphne Laureola*, *D. Gnidium* et *D. Mezereum*.

de 5, à l'origine, s'élève à 12 (Pl. IV, fig. 29), à un stade du développement encore très éloigné de celui de la maturité. Dans d'autres *Phaleria*, le tégument interne peut comprendre jusqu'à 25 assises.

Le tégument interne du *Peddiea africana* Harv., qui ne possède que 4 assises de cellules, lorsque l'ovule est adulte, en comprend 10 à 12 beaucoup plus tard.

Alors que dans les *Daphne Laureola* L., *D. Gnidium* L. et *D. alpina* L., le nombre des assises cellulaires ne subit pour ainsi dire pas de modifications, on peut, dans le *D. Mezereum* L., compter, à un moment donné, jusque 14 assises (au lieu de 7—8 primitivement) dans le tégument interne. Dans ce même tégument on peut observer également 15 assises chez le *D. striata* Tratt.

Dans la graine mûre, le tégument ovulaire externe est généralement demeuré intact, et ne comprend, le plus souvent, que 4—5 assises de cellules. Il en offre 8 chez l'*Ovidia andina* Meissn. (qui n'en comportait que 4 dans l'ovule adulte), un même nombre chez le *Goodallia guianensis* Benth., et jusqu'à 12 au moins dans l'*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg.

Chez les *Gnidia tomentosa* Eckl. ex Meissn. et *Thymelaea hirsuta* Endl., les cellules de la dernière assise du tégument externe, déjà très différenciées dans l'ovule, sont excessivement développées, comme dans le *Daphnopsis Swartzii* Meissn., et occupent, en diamètre, plus de la moitié de l'épaisseur de ce tégument. Le développement de ces cellules est encore très marqué chez les *Diarthron linifolium* Turcz. et *Stellera stachyoides* Schrenk, les *Daphne* (Pl. III, fig. 22), *Wikstroemia* et *Edgeworthia*, où leur forme rectangulaire, en section transversale, les distingue surtout des autres cellules sus-jacentes qui sont ovoïdes ou arrondies.

Les cellules du tégument externe ont généralement conservé, jusqu'à la maturité de la graine, leurs parois minces et sans sculpture, comme dans le *Daphnopsis Swartzii* Meissn. Un épaississement des parois cellulaires ne s'observe guère que dans les cellules épidermiques des *Daphne* (Pl. III, fig. 22), du

Diarthron linifolium Turcz., du *Dirca palustris* L., et dans les cellules de l'assise interne de *l'Ovidia andina* Meissn.

Indépendamment des ponctuations rencontrées dans l'épiderme des *Daphne*, on ne peut mentionner, comme sculpture de la membrane, que l'ornementation très apparente offerte par toutes les cellules du tégument externe des *Peddiea*, et en particulier du *P. africana* Harv. Alors que les cellules épidermiques et les cellules de l'assise interne ne présentent qu'un fin réticulum rappelant celui de l'assise réticulée du tégument interne, les cellules du parenchyme interposé possèdent des parois assez épaisses garnies d'énormes ponctuations.

La persistance de l'amidon, dans le tégument externe, jusqu'à un stade très avancé du développement de l'ovule, est très fréquente chez les Thyméléacées. Ce tégument est encore bourré d'amidon, alors qu'il n'y en a plus trace dans le tégument interne.

Chez toutes les Thyméléacées, la protection de la graine est assurée par la première assise, toujours fortement sclérifiée, du tégument interne, l'„*assise scléreuse*". C'est cette assise qui contribue à donner de la rigidité à la portion effilée de la région micropylaire de la graine des *Phaleria*.

Dans toutes les espèces, on retrouve, à la maturité de la graine, accolée à la surface de l'amande, sous l'aspect d'une mince pellicule, l'assise interne du tégument interne, dont les cellules sont pourvues, sur leurs parois, d'un réseau d'épaississement, plus ou moins complexe, présentant les réactions de la lignine. C'est l'„*assise réticulée*".

A l'exception de la rangée de cellules voisine de l'assise scléreuse, qui persiste le plus souvent, tout le parenchyme situé entre cette assise et l'assise réticulée, et formé de cellules habituellement très grandes et toujours à parois excessivement minces, est plus moins écrasé. Il constitue, en dehors de l'assise réticulée, mais non adhérente à elle, une couche membraniforme généralement peu épaisse (Pl. III, fig. 21 et 22).

Quelles variations peut-on rencontrer dans l'aspect et la structure de l'„*assise scléreuse*" et de l'„*assise réticulée*" de la graine des Thyméléacées?

Observées dans une section transversale de la graine, les cellules de l'assise scléreuse se montrent toujours fortement allongées dans le sens radial, parfois plus ou moins contournées en forme d'S. Leurs parois, épaissies et munies de fines ponctuations, sont constamment imprégnées d'une abondante matière colorante brunâtre.

Très réduit dans certaines espèces (*Funifera utilis* Leandr., *Lachnaea nervosa* Meissn., *Passerina filiformis* L., etc.), le lumen de ces éléments scléreux est au contraire plus développé dans les *Phaleria (= Drymispermum revolutum* Teijsm. et Binn.) (Pl. IV, fig. 30), *Goodallia guianensis* Benth., *Ovidia andina* Meissn., etc.

La hauteur de l'assise scléreuse, variable suivant les genres, peut également offrir des différences, d'une espèce à l'autre, dans le même genre. C'est ainsi que chez les *Daphne Laureola* L., *D. Mezereum* L., *D. alpina* L. et *D. pontica* L., elle est double de celle qu'on observe chez les *D. Gnidium* L. et *D. Verloti* G. et G.

En outre, le développement de cette assise n'est pas forcément en rapport avec le volume de la graine. Les graines très petites des *Pimelea*, par exemple, sont pourvues d'une assise scléreuse beaucoup plus épaisse que celle du *Phaleria* (= *Drymispermum revolutum* Teijsm. et Binn. [1]) (Les graines de *Phaleria* sont, de toutes les Thyméléacées, les plus grosses que nous ayons rencontrées).

Les *Daphne Gnidium* L. et *D. alpina* L. ont des graines de même grosseur, et l'assise scléreuse offre, chez la seconde espèce, une épaisseur double de celle de la première.

Les figures 23 à 27 de la Planche III donnent une idée des variations que peuvent présenter, vues à plat, les cellules de l'assise réticulée, sinon au point de vue de l'épaisseur des bandes du réseau, plus ou moins fines, suivant les espèces, du moins en ce qui concerne la disposition de ces bandes.

---

1) La protection de la graine se trouve assurée, dans les *Phaleria*, beaucoup moins par l'assise scléreuse du tégument séminal, que par le péricarpe qui est épais et ligneux.

Peu nombreuses chez les *Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg (Pl. III, fig. 23), *Thymelaea hirsuta* Endl. et *Peddiea parviflora* Hook. f., chez certains *Gnidia* et *Struthiola*, etc., plus nombreuses dans les *Goodallia guianensis* Benth. (Pl. III, fig. 24), *Phaleria* (= *Drymispermum revolutum* Teijsm. et Binn.), etc., les bandes lignifiées des cellules de l'assise interne du tégument séminal ne présentent, dans toutes ces espèces, que peu d'anastomoses. Ces dernières sont plus fréquentes, au contraire, chez les *Daphne* (Pl. III, fig. 25), *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. (Pl. III, fig. 26), *Peddiea africana* Harv., etc., et, en particulier, dans les *Phaleria Cumingii* Villar (Pl. III, fig. 27), *Pimelea*, *Dirca palustris* L., etc., où elles forment un véritable réseau à mailles plus ou moins grandes.

B. — Examinons maintenant les modifications qui se sont accomplies dans le nucelle et le sac embryonnaire, pendant que s'effectuaient, dans les enveloppes ovulaires, les changements que nous venons d'étudier.

Nous avons vu précédemment, dans la description de l'ovule adulte, que le nucelle est toujours très développé, et que le sac embryonnaire n'en occupe qu'une faible partie. Comme il continue à s'accroître notablement, il finit par occuper, dans l'ovule parvenu à sa grosseur presque définitive, un volume sensiblement équivalent à celui qu'exigeront dans la suite les cotylédons.

Les cellules de la périphérie du nucelle, et en particulier les cellules épidermiques, se distinguent toujours nettement, par leurs plus faibles dimensions, de celles du tissu sous-jacent qui sont volumineuses et à parois excessivement minces. Seules, les cellules de la région chalazienne sont toutes très petites, et forment un tissu très compact.

Chez les *Phaleria* (= *Drymispermum*) (Pl. IV, fig. 30), la différenciation du tissu périphérique du nucelle est très accentuée, dans la moitié inférieure de l'ovule, à un stade déjà fort avancé de son développement. En dedans de l'assise réticulée, 15 à 20 assises cellulaires se montrent constituées par des éléments beaucoup plus petits que ceux du tissu plus profond.

Parmi ces éléments, les uns ont conservé de minces parois, tandis que d'autres, isolés ou groupés, présentent une membrane légèrement épaissie, mais demeurée cellulosique. Observés en section longitudinale, ces derniers apparaissent très allongés, disposés en file. Moins nombreux chez le *Peddiea africana* Harv., où on les retrouve également, ces éléments y affectent, d'une façon beaucoup plus nette, l'aspect de fibres. [1])

Alors que chez la plupart des Thyméléacées, les trachées du raphé viennent s'épanouir dans la région de la chalaze, sans envoyer de ramifications dans le nucelle, chez le *Peddiea africana* Harv. (Pl. IV, fig. 31), au contraire, certaines trachées (*tr*) s'insinuent dans le tissu nucellaire qu'elles parcourent sur un trajet plus ou moins long, en dedans de l'assise réticulée (*ar*). Ce fait n'est pas sans intérêt, car le *Peddiea africana* Harv. s'offre à nous, dans ces conditions, comme constituant un terme de passage entre les Thyméléacées privées de trachées dans leur nucelle, et les représentants de cette famille qui en sont abondamment pourvus, et qui feront l'objet d'une étude spéciale (*Synaptolepis*, *Dicranolepis*, *Craterosiphon*).

L'hypostase, qui apparaît parfois de si bonne heure, ne se montre, chez certaines Thyméléacées, ainsi que nous l'avons déjà indiqué, que plus tardivement. De toute façon, suivant la place qu'elle occupe dans le nucelle, on observera quelques légères variations dans le processus de résorption de ce tissu.

Lorsque l'hypostase est située au voisinage de la chalaze, le sac embryonnaire peut s'allonger vers le bas, de façon à constituer, dans son ensemble, une sorte de long cylindre étroit, parcourant le nucelle dans toute sa hauteur. Cette résorption du nucelle peut débuter avant que la fécondation soit opérée, et l'on peut retrouver, accolées sur la paroi du sac, les antipodes non encore résorbées (*Thymelaea Passerina* Coss. et Gren., *ant*, Pl. I, fig. 7).

Dans les espèces, au contraire, où l'hypostase est voisine du

---

1) Peut-être ces éléments rappellent-ils les trachées que nous signalerons plus loin, à la périphérie du nucelle des *Synaptolepis*, *Dicranolepis* et *Craterosiphon*.

sac embryonnaire (*Dirca palustris* L., *hyp*, Pl. I, fig. 6, par ex.), ce dernier se trouve gêné dans son accroissement en longueur. Le tissu nucellaire sous-jacent demeure alors intact, du moins dans sa région centrale, jusqu'à un stade beaucoup plus avancé du développement de l'ovule, où il finit cependant par être plus ou moins écrasé et résorbé, sous la poussée de l'albumen d'abord et ensuite des cotylédons.

Sur les parois latérales de l'ovule, la résorption du nucelle ne s'effectue, chez toutes les Thyméléacées, que plus tard. Le développement de l'embryon et celui de l'albumen ne s'opérant qu'assez lentement après la fécondation, la disparition du tissu nucellaire, qui en est la conséquence, ne commence à se manifester d'une façon appréciable qu'à l'époque où la future graine a déjà presque atteint sa grosseur définitive. Les figures 4, 5, 6, 8 de la Planche I et 18 de la Planche II, d'ovules considérés à ce stade, donnent une idée du faible développement de l'embryon en comparaison de l'épaisseur qu'offre encore le tissu nucellaire.

Plus tard ce nucelle se résorbe, à l'exception parfois de ses assises les plus externes qui, plus ou moins écrasées, constituent une couche membraniforme à laquelle adhère l'assise réticulée du tégument séminal.

Dans la graine de quelques Thyméléacées, la résorption du nucelle n'est pas complète, et quelques assises de ce tissu, 3 à 6 chez l'*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg, 2 à 3 chez les *Edgeworthia*, se retrouvent absolument intactes entre le tégument séminal et l'albumen.

Quant à l'hypostase, elle persiste, d'une manière constante, dans la graine mûre, sous l'aspect d'une lamelle subérifiée d'ordinaire peu épaisse.

Dans le sac embryonnaire, l'albumen s'organise toujours à l'état de tissu plus ou moins abondant, mais il disparaît bientôt à peu près complètement, dans beaucoup d'espèces, au profit de l'embryon.

L'absence totale d'albumen, dans la graine des Thyméléacées, en dehors de la région chalazienne, semble plutôt être excep-

tionnelle. Indépendamment du *Daphnopsis Swartzii* Meissn., certains *Phaleria* méritent seuls d'être signalés à cet égard.

Dans les *Peddiea* (*P. africana* Harv., *P. parviflora* Hook. f., *P. Volkensii* Gilg), une couche d'albumen se retrouve, plus ou moins continue, sur tout le pourtour de la graine, et dans quelques *Phaleria*, indépendamment de l'assise protéique, on peut observer, de place en place, à la surface du tissu cotylédonaire, de petits amas de 2 à 5 assises d'albumen.

D'une façon générale, on peut dire que l'albumen existe en plus ou moins grande quantité sur la face dorsale des cotylédons. Si l'on n'en compte que quelques assises dans les *Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg, *Wikstrœmia indica* (L.) C. A. Mey., *Dirca palustris* L., on en trouve bien davantage dans certains *Daphne* (*D. Laureola* L. *alb*, Pl. IV, fig. 32, *D. Gnidium* L., *D. oleoides* Schreb., *D. pontica* L., *D. caucasica* Pall.), dans les *Edgeworthia* et l'*Ovidia andina* Meissn., par exemple, où une section transversale de la graine, dans la région médiane, met en évidence autant d'albumen que de tissu cotylédonaire.

Parmi les *Daphne*, le *D. Mezereum* L. (Pl. IV, fig. 33) est manifestement moins riche en albumen que la plupart des autres espèces. Indépendamment de l'assise protéique qui recouvre tout le pourtour de la graine, l'albumen (*alb*) n'y existe que dans une sorte de petite gouttière très étroite de la face dorsale des cotylédons, dans laquelle on peut en compter 5—6 assises.

Chez certains *Pimelea*, tels que le *P. ligustrina* Labill., par exemple, l'albumen ne forme qu'une couche assez épaisse sur le dos des cotylédons, mais chez d'autres espèces comme le *P. linifolia* Sm., l'albumen est très abondant. Les cotylédons n'occupent, dans la région centrale de ce tissu nourricier, qu'un tiers environ du diamètre total de l'amande. Chez les *Lachnaea* (*L. globulifera* Meissn., *L. nervosa* Meissn. Pl. IV, fig. 34), l'albumen (*alb*) est également très abondant et affecte, par rapport aux cotylédons (*ct*), le même aspect que dans le *Pimelea linifolia* Sm.

Synaptolepis. — Dicranolepis. — Craterosiphon.

Le genre *Synaptolepis* comprend 5 à 6 espèces, presque toutes de l'Est africain [1]).

Les *Dicranolepis*, au nombre de 25 espèces environ, sont également tous africains (Guinée, Congo belge, Mozambique, Niamniam).

Le *Craterosiphon scandens* Engl. et Gilg est une espèce de la Guinée supérieure; le *C. Soyauxii* H. H. W. Pearson croît au Gabon.

Les représentants de ces trois genres méritent, dans l'étude de la structure anatomique de la graine des Thyméléacées, une place à part, en raison de la présence, dans leur tissu nucellaire, de nombreuses trachées.

Leur fruit est une drupe, à noyau particulièrement épais dans les *Synaptolepis* et *Craterosiphon.*

Une coupe transversale passant par le milieu de l'ovule du *Synaptolepis retusa* H. H. W. Pearson (Pl. IV, fig. 37), permet d'observer un tégument externe (*te*) comprenant 5 assises de cellules, et un tégument interne (*ti*) composé de 6 assises. Les cellules de la première et de la dernière assise du tégument interne sont nettement distinctes, par leurs plus faibles dimensions, de celles du tissu interposé. On peut en outre remarquer que, dans ce tégument, les cellules de l'assise externe sont plutôt allongées dans le sens tangentiel, contrairement à ce qui se passe chez les autres Thyméléacées [2]).

Ces téguments recouvrent un épais nucelle, à la périphérie duquel on distingue, de place en place, des amas de cellules plus petites parmi lesquelles courent, en direction longitudinale,

---

1) Le *S. retusa* H. H. W. Pearson a été récolté par M. Chevalier aux environs de Dalaba.

2) Les rares matériaux de *Synaptolepis retusa* H. H. W. Pearson, mis aimablement à notre disposition par M. Chevalier, ne nous ont pas permis d'étudier l'ovule à tous les stades de son développement. Mais, grâce à ce que nous savons de la structure de cet organe, chez les autres Thyméléacées, nous avons pu, sans difficulté, reconstituer, chez cette plante, l'origine des diverses parties constitutives de la graine mûre.

des trachées soit isolées, soit groupées, nettement visibles d'ailleurs, en section transversale (*trn*, Pl. IV, fig. 37). Nous allons retrouver, dans la description de la structure de la graine mûre, ces éléments, dont la présence dans le nucelle constitue un fait sans précédent jusqu'ici, dans les plantes actuelles.

A la maturité (Pl. V, fig. 38), les cellules scléreuses (*asc*), fortement aplaties, que l'on trouve dans la région médiane du tégument séminal, correspondent très certainement à l'assise scléreuse que nous avons rencontrée chez toutes les Thyméléacées que nous avons étudiées. Elles proviennent très vraisemblablement de la première assise du tégument interne dont les cellules se montraient, dès l'origine, nettement allongées dans le sens tangentiel. Parmi les autres assises du tégument interne demeurées presque toutes intactes, la seule intéressante est l'assise interne, dont les cellules présentent un réseau d'épaississement. C'est l'„*assise réticulée*" (*ar*, Pl. V, fig. 38), que nous avons rencontrée dans toutes les espèces que nous avons étudiées, sauf dans quelques *Dicranolepis* et les *Octolepis*.

La graine mûre est totalement dépourvue d'albumen [1]), et entre le tégument séminal et le tissu cotylédonaire (*tc*), la couche cellulaire que l'on observe ne peut qu'être constituée par des vestiges du nucelle. C'est dans ce tissu, plus ou moins écrasé, que l'on rencontre de très nombreuses trachées (*trn*, Pl. V, fig. 38), isolées ou par groupes de 2 à 6, sur tout le pourtour de la graine.

Moins nombreuses dans l'ovule jeune que dans celui parvenu à sa grosseur définitive, toutes ces trachées se séparent, dans la région de la chalaze, du faisceau du raphé abondamment pourvu lui-même d'éléments identiques. Dans un de ces ovules, rendu transparent au moyen de la potasse, nous avons pu observer ces nombreuses trachées sur la plus grande partie de leur parcours.

Dans la graine elle-même, ces trachées peuvent être suivies

---

1) La région de la chalaze est la seule où l'on puisse rencontrer deux à trois assises d'albumen.

facilement dans leur course longitudinale, d'une extrémité à l'autre de la graine. Lorsqu'on veut séparer l'embryon de l'enveloppe séminale, on entraîne avec lui, sous forme d'une mince pellicule, l'„*assise réticulée*", à la surface interne de laquelle adhérent les trachées. En examinant à plat cette pellicule (Pl. V, fig. 39) on peut, sans aucun artifice de préparation, embrasser dans son ensemble le système trachéal, avec ses ramifications et ses anastomoses, plutôt rares, il est vrai. Il nous a été permis, dans ces conditions, de compter jusqu'à 150 trachées à la périphérie d'un embryon de *Synaptolepis retusa* mesurant 6^{mm} de diamètre

Ces trachées se sont toujours montrées dépourvues de tout élément libérien.

Le *S. retusa* n'est pas seul à offrir, chez les Thyméléacées, les particularités que nous venons d'exposer. Il n'est pas douteux, en effet, que l'on doive rapporter au nucelle les nombreuses trachées que nous avons rencontrées entre le tégument séminal et le tissu cotylédonaire chez plusieurs *Dicranolepis* et le *Craterosiphon scandens* Engl. et Gilg.

Dans les *Dicranolepis*, le tégument séminal est plus ou moins soudé au péricarpe. Chez le *D. cerasifera* Gilg (Pl. V, fig. 40), l'assise scléreuse est formée par des cellules à parois radiales fortement épaissies. L'assise interne de l'enveloppe séminale (*ar*) n'est plus constituée, comme chez les autres Thyméléacées, par une lame continue de cellules à épaississements réticulés. Lorsqu'on isole, comme nous l'avons fait pour le *Synaptolepis retusa*, la mince pellicule qui recouvre l'embryon, et qu'on l'examine à plat (Pl. V, fig. 41), on peut voir ces cellules réticulées (*ar*) rassemblées par petits groupes ou isolées. Entre ces cellules et le tissu cotylédonaire (*tc*, Pl. V, fig. 40), les trachées (*trn*, Pl. V, fig. 40 et 41) sont très nombreuses, réunies parfois au nombre d'une douzaine.

Chez le *D. Persei* Cummins, les cellules réticulées sont encore en moins grand nombre que dans l'espèce précédente, mais les trachées nucellaires y sont aussi très abondantes.

Le *D. vestita* Engl. possède également beaucoup de trachées

nucellaires, mais l'assise interme du tégument séminal est dépourvue d'ornementation.

Dans les *D. Mannii* Baill. et *D. glandulosa* H. H. W. Pearson, le réseau manque également aux cellules de cette assise interne, qui ne présentent que de fines ponctuations. Les trachées nucellaires paraissent être moins nombreuses que dans les espèces précédentes.

Chez le *Craterosiphon scandens* Engl. et Gilg, le tégument séminal est dépourvu d'assise scléreuse [1]), mais l'assise interne réticulée est continue, comme dans le *Synaptolepis retusa*. Les trachées nucellaires y sont très abondantes.

La présence de trachées dans le nucelle constitue-t-elle un fait nouveau, et les Thyméléacées sont-elles seules, dans le règne végétal actuel, à posséder ce système particulier que nous venons de signaler chez quelques-uns de ses représentants?

Treub [2]) a mentionné depuis longtemps, dans le genre *Casuarina*, l'existence de trachéides, et Miss Benson [3]) a fait la même constatation dans le nucelle des *Castanea*. Mais ces trachéides sont peu allongées et localisées dans la région centrale du nucelle, au voisinage du sac embryonnaire. Elles n'atteignent jamais la longueur des trachées que nous avons observées, en très grand nombre, et à la périphérie du nucelle, chez les *Synaptolepis*, *Dicranolepis* et *Craterosiphon*.

Les longues cellules que Miss Kershaw [4]) a signalées dans le nucelle du *Myrica Gale*, où elles sont groupées en un faisceau qui s'étend de la base du sac embryonnaire à la chalaze, diffèrent encore davantage, par leur structure, des trachées nucellaires des Thyméléacées.

1) L'absence d'assise scléreuse, dans cette espèce, et le développement peu marqué de cette assise dans le *Synaptolepis retusa*, sont vraisemblablement en rapport avec la dureté du noyau qui assure, chez ces Thyméléacées, la protection de la graine.

2) M. Treub, *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, X, 1891, p. 70.

3) Margaret Benson, *Trans. Linn. Soc.*, London, Bot., 3: 1888—1894, p. 412.

4) Ces cellules du *Myrica Gale*, que Miss Kershaw considère (*Ann. of Bot.*, XXIII, 1909, p. 359) comme les restes possibles d'un ancien système vasculaire nucellaire, rappellent les éléments à aspect de fibres, mais à parois cellulosiques, que nous avons rencontrés à la périphérie de la région inférieure du nucelle des *Phaleria* et du *Peddiea africana* Harv.

D'autre part, les nombreuses recherches poursuivies, surtout au cours de ces dernières années, sur la vascularisation de l'ovule des Gymnospermes actuelles, n'ont mis en évidence, dans le nucelle de ces plantes, aucun système trachéal dont puisse être rapproché celui des *Synaptolepis*, *Dicranolepis* et *Craterosiphon*. Le nucelle étant d'ailleurs, chez les Gymnospermes, confondu sur presque toute sa hauteur avec le tégument ovulaire, il est difficile de dire, avec certitude, à laquelle de ces deux zones appartiement les éléments vasculaires qui parcourent cette région de l'ovule.

Les plantes vivantes, aussi bien les Angiospermes que les Gymnospermes, ne nous offrent, par conséquent, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, au point de vue de l'existence de trachées nucellaires, rien d'analogue à ce que nous avons observé chez les Thyméléacées. Mais il n'en est pas de même des plantes fossiles.

Chez certaines Cycadofilicales du permo-carbonifère (*Stephanospermum akenioides*, *Trigonocarpum Parkinsonii*, *Polylophospermum*), où le tégument est distinct, dès la base, du corps de l'ovule, OLIVER [1]) a montré qu'un véritable manteau de trachées recouvre la région périphérique du nucelle et vient même tapisser les parois de la chambre pollinique. Or, rien n'est plus comparable à ce revêtement trachéal que l'ensemble de ces nombreuses trachées qui, d'une extrémité à l'autre de la graine, parcourent, chez les *Synaptolepis*, *Dicranolepis* et *Craterosiphon*, la surface de l'embryon. [2]) Dans ces Thyméléacées, les trachées nucellaires, dont le rôle [3]) nous échappe, représenteraient ainsi les vestiges d'une organisation très ancienne, dont le monde végétal actuel semble n'offrir que de bien rares exemples.

1) F. W. OLIVER, *New Phytologist*, III, 1904, p. 96—104, pl. 2 et *Trans. Linn. Soc.* London, Bot. VI, 1904, p. 361—400, pl. 41—44.

2) L'analogie est beaucoup plus frappante que celle que peut offrir, dans la graine de *Torreya*, la couche mucilagineuse particulière envisagée par OLIVER (*Ann. of Bot.*, XVII, 1903, p. 472) comme représentant peut-être le manteau trachéal des graines paléozoïques.

3) Dans les espèces fossiles à manteau trachéal nucellaire, le rôle des éléments trachéens serait, d'après OLIVER, d'amener de l'eau dans la chambre pollinique, pour faciliter la germination du pollen.

Octolepis.

Le genre *Octolepis* a été créé en 1865, par Oliver [1]), pour un petit arbre de l'Afrique tropicale occidentale (*O. Casearia*), et classé par cet auteur dans les Thyméléacées.

Dans son *Histoire des Plantes*, Baillon [2]) le range dans la même famille, au voisinage des *Aquilaria*.

En 1893, Van Tieghem [3]) estime que „par son liber secondaire stratifié, ses cellules à mucilage, la structure de son bois, et sa moelle sans tubes criblés périphériques, cette plante ressemble aux Malvacées, dans l'acception la plus large de ce mot, mais surtout aux Tiliées. Provisoirement du moins, l'*Octolepis* doit être considéré comme une Tiliée a fleur tétramère, apétale et diplostémone".

Se basant probablement sur l'opinion primitive de Baillon [4]), Warburg [5]), en 1894, fait rentrer ce genre dans la famille des Flacourtiacées.

Plus récemment E. Gilg [6]), à la suite d'une étude approfondie de plusieurs espèces d'*Octolepis*, classe définitivement ce genre dans les Thyméléacées, auprès des Aquilarioïdéées, dont il ne diffère réellement, d'après lui, que par le nombre des loges de son fruit, qui est de quatre, tandis que la capsule des Aquilarioïdéées est au contraire biloculaire [7]).

En raison de ce qui précède, il n'était pas sans intérêt d'étudier la structure anatomique de la graine des *Octolepis*, pour se rendre compte des relations qu'elle pouvait présenter avec celle des autres Thyméléacées. L'„*assise scléreuse*" et

---

1) Oliver, *Journ. of the Linn. Soc.*, VIII, 1865, p. 161.

2) Baillon, *Histoire des Plantes*, VI, 1877, p. 103 et 123.

3) Van Tieghem, *Ann. Sc. nat. Bot.*, sér. 7, XVII, 1893, p. 239—240.

4) H. Baillon avait désigné tout d'abord, sous le nom de *Makokoa congolana*, l'espèce qu'il a rapportée ensuite au genre *Octolepis*, et chez laquelle il avait signalé primitivement des affinités avec diverses familles et en particulier avec les Flacourtiacées.

5) Warburg, Flacourtiaceae in Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 6, p. 205.

6) E. Gilg, *Bot. Jahrbücher*, XXVIII, 1899—1900, p. 139.

7) H. H. W. Pearson (*Flora of Tropical Africa*, VI, 1, Thymelaeaceæ, 1909, d. 213) adopte la manière de voir d'Oliver et de Gilg, et établit, pour le genre *Octolepis*, la tribu des Octolépidoidéées.

l'„*assise réticulée*", si caractéristiques de l'enveloppe séminale des Thyméléacées, se retrouveraient-elles dans le tégument de la graine des *Octolepis*?

Sur cinq espèces que comprend actuellement ce genre, trois ont pu être examinées: *O. decalepis* Gilg, *O. nodosericea* Gilg, *O. Dinklagei* Gilg. Les mêmes caractères se rencontrant dans ces diverses espèces, il nous suffira de décrire la structure de l'une d'elles.

Chez l'*Octolepis decalepis* Gilg, par exemple (Pl. IV, fig. 35), le tégument séminal comprend extérieurement 5—6 assises de cellules parenchymateuses recouvrant une rangée de cellules scléreuses fortement allongées dans le sens radial. Le tissu sous-jacent est plus ou moins écrasé et offre une structure cellulaire peu distincte, à l'exception toutefois de l'assise la plus profonde du tégument séminal, dont les cellules, assez grandes, ont conservé leurs parois très minces.

Cette structure rappelle celle que nous avons rencontrée dans l'enveloppe de la graine des autres Thyméléacées, car s'il est vrai que les cellules de l'assise interne sont dépourvues d'ornementation, nous savons qu'il en est de même chez certains *Dicranolepis*, et en particulier chez le *D. vestita*.

En dedans du tégument séminal, on retrouve, chez les trois espèces étudiées, 3 à 4 assises de cellules demeurées intactes et représentant les restes du nucelle (*nuc*). Par ce caractère, les *Octolepis* se rapprochent de l'*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg, chez lequel nous avons signalé, sous l'assise réticulée, un tissu nucellaire de 3 à 6 rangées de cellules.

De nos observations, il semble donc résulter que la structure de la graine des *Octolepis* présente avec celle des autres Thyméléacées et de l'*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg, en particulier, la plus grande analogie.

Ajoutons, en terminant, que, contrairement à certaines descriptions, les graines d'*Octolepis* ne sauraient être considérées comme dépourvues d'albumen. Ce dernier est toujours très abondant sur la face dorsale des cotylédons (*alb*, Pl. IV, fig. 36), où il occupe une épaisseur égale à celle de ces derniers. Chez

l'*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg, l'albumen se retrouve aussi dans la même région, mais en quantité bien moindre.

— RÉSUMÉ. —

Les recherches que nous avons poursuivies sur de nombreuses espèces se rapportant à 27 genres, parmi les 37 que comporte la famille des Thyméléacées, nous amènent aux conclusions suivantes, en ce qui concerne la structure anatomique de l'ovule et de la graine des représentants de cette famille.

Ovule. — 1°. Chaque tégument de l'ovule adulte ne comprend, en général, qu'un nombre d'assises cellulaires ne dépassant pas une demi-douzaine.

Le tégument externe en offre 3 à 4, d'ordinaire, et jusqu'à 6 au maximum. Dans le genre *Daphne*, le nombre de ces assises varie de 4 à 6, d'une espèce à l'autre.

Au même stade, on ne compte guère, dans le tégument interne, qu'une à deux assises de plus que dans le tégument externe.

2°. Dans la plupart des genres, l'entrée du micropyle est plus ou moins obstruée par des cellules allongées partant de la base du canal du style, et transformées parfois en véritables poils pluricellulaires. Dans les *Wikstroemia*, *Thymelaea*, *Daphne*, ces cellules sont accolées et constituent une sorte d'obturateur qui ne semble pas, toutefois, devoir empêcher la pénétration du tube pollinique. Chez les *Peddiea*, *Gnidia*, *Lagetta*, *Passerina*, etc., et surtout chez le *Chymococca empetroides*, il ne semble même pas douteux que ces cellules aient pour rôle de guider ce tube dans sa course, et d'aider ainsi à la fécondation.

3°. Dans le sac embryonnaire, la fusion des noyaux polaires est tardive. Le nombre des antipodes est constamment supérieur à 3, et se trouve même très élevé dans certains genres (*Thymelaea*, *Daphne*, *Dirca*, etc.).

4°. L'existence d'une „*hypostase*" est un fait général chez les Thyméléacées. Ce tissu, dont les cellules se colorent fortement par les réactifs de la lignine, se différencie plus ou moins tôt,

soit au voisinage immédiat de l'extrémité inférieure du sac embryonnaire, soit plus profondément, dans la région de la chalaze.

Les observations que nous avons pu faire sur cette hypostase, dans les Thyméléacées, ne nous renseignent pas plus que celles qui ont été faites antérieurement, sur le rôle exact que ce tissu peut avoir à y remplir. S'il est vrai que lorsque l'hypostase se trouve au contact immédiat du sac embryonnaire, elle empêche momentanément vers le bas l'allongement du sac, assurant ainsi la persistance d'une certaine quantité de nucelle, on ne voit pas bien quelle est son utilité lorsqu'elle se trouve dans la région tout à fait inférieure du nucelle. En pareil cas, sa présence ne paraît-elle pas plutôt nuisible que profitable à l'ovule, puisque les trachées viennent buter contre elle, et qu'elle empêche ainsi toute relation entre les éléments conducteurs du raphé et le sac embryonnaire?

Dans le *Synaptolepis retusa*, et aussi dans le *Peddiea africana*, par exemple, où l'hypostase est bien développée, ne semble-t-il pas que ce besoin de relation entre le raphé et le corps de l'ovule soit plus impérieux, et que c'est pour cette raison que les trachées se glissent sous l'hypostase pour gagner la périphérie du nucelle?

Graine. — 1°. Au cours de la maturation, le nombre des assises cellulaires du tégument externe ne s'accroît qu'exceptionnellement, et les modifications que ce tégument peut présenter dans la graine mûre sont de peu d'intérêt. Elles ne consistent, chez quelques espèces, que dans un épaississement des parois des cellules épidermiques, et dans un accroissement, parfois très marqué, il est vrai, des cellules de l'assise interne. Le tissu situé entre ces deux assises persiste le plus souvent. Il est quelquefois plus ou moins écrasé, et même en partie résorbé.

Beaucoup plus importantes sont les transformations qui s'opèrent dans le tégument interne, dont le nombre des assises cellulaires s'est fortement accru, chez certains genres (*Phaleria*, *Peddiea*, *Daphne*), durant le développement de l'ovule. D'une

façon constante, les cellules de la première assise de ce tégument se sclérifient de très bonne heure (*assise scléreuse*). Chez toutes les Thyméléacées (à l'exception du *Synaptolepis retusa* où elles s'allongent tangentiellement et du *Craterosiphon scandens* où elles font défaut), elles se développent plus ou moins fortement dans le sens radial, et, grâce à l'épaisseur de leurs parois et à la matière colorante dont elles sont imprégnées, elles contribuent à donner à la graine sa dureté et sa teinte brunâtre.

L'assise interne du tégument interne persiste, dans la graine mûre, et se sépare du reste du tégument sous l'aspect d'une mince pellicule recouvrant complètement l'embryon.

Sauf de très rares exceptions (cert. *Dicranolepis* et les *Octolepis*), toutes les cellules de cette assise présentent des bandes d'épaississement offrant les réactions de la lignine, et parfois assez nombreuses pour constituer un véritable réseau (*assise réticulée*).

Tout le tissu parenchymateux qui recouvre l'assise réticulée, est fortement écrasé, sauf l'assise voisine de l'assise scléreuse qui demeure ordinairement intacte.

2°. La résorption du nucelle, toujours tardive, est le plus souvent totale, quelquefois incomplète.

Dans les *Synaptolepis*, *Dicranolepis*, *Craterosiphon*, les restes du nucelle, à structure cellulaire plus ou moins distincte, sont, à leur périphérie, parcourus d'une extrémité à l'autre de la graine, par de très nombreuses trachées, isolées ou groupées en faisceaux parfois très volumineux, et en relation directe avec les trachées du raphé.

Ces trachées, dont le rôle nous échappe, ne peuvent être mieux comparées qu'au manteau trachéal nucellaire de certaines Cycadofilicales du permo-carbonifère (*Stephanospermum akenioides*, *Trigonocarpum Parkinsonii*, *Polylophospermum*). Elles représentent, chez les Thyméléacées, les vestiges d'une structure très ancienne qui n'avait pas encore été rencontrée jusqu'ici chez les végétaux actuels.

3°. L'absence totale d'albumen, en dehors de la région chalazienne, dans la graine des Thyméléacées, est plutôt rare (*Daphnopsis Swartzii*, cert. *Phaleria*, *Synaptolepis*, *Dicranolepis*).

D'une façon générale, ce tissu existe en plus ou moins grande quantité sur la face dorsale des cotylédons et persiste, sur le reste de la périphérie de la graine, à l'état d'assise protéique. Il est très abondant chez certains *Pimelea* et les *Lachnaea*.

4°. L'embryon ne se développe que très lentement, après la fécondation, et il n'occupe encore qu'un très faible volume, alors que la graine a déjà acquis sa grosseur presque définitive. Ce développement ne présente aucune particularité.

5°. Le tégument séminal des *Octolepis* (*O. decalepis*, *O. nodosericea*, *O. Dinklagei*) rappelle, par son assise scléreuse, et par son assise interne qui adhère, sous forme d'une pellicule, à la surface de l'amande, le tégument des autres Thyméléacées. Les cellules de cette assise interne sont, toutefois, dépourvues d'ornementation, au même titre, d'ailleurs, que celles du *Dicranolepis vestita*.

La graine des *Octolepis* possède, sur le dos des cotylédons, une épaisse couche d'albumen.

Par la structure de leur graine, les *Octolepis* présentent, avec les autres Thyméléacées, et en particulier avec l'*Aquilaria sinensis*, la plus grande affinité.

Paris, Laboratoire de Botanique de l'Ecole supérieure de Pharmacie, février 1914.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE I.

Fig. 1. *Chymococca empetroides.* Région supérieure de l'ovule montrant les nombreux poils partant de la base du canal du style, et envahissant le micropyle. *Gr*: 210.

Fig. 2. *Passerina filiformis.* Coupe longitudinale de l'ovule: *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *hyp*, hypostase; *se*, sac embryonnaire. *Gr*: 60.

Fig. 3. *Gnidia tomentosa.* Coupe longitudinale de l'ovule: *te*, tégument externe; *ti*, tégument interue; *se*, sac embryonnaire. *Gr*: 60.

Fig. 4. *Daphne Laureola.* Coupe longitudinale de l'ovule à un stade avancé de son développement: *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *nuc*, nucelle; *hyp*, hypostase; *se*, sac embryonnaire; *emb*, embryon. *Gr*: 20.

Fig. 5. *Daphne striata.* Coupe longitudinale de la graine, bien avant la maturité: *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *hyp*, hypostase; *se*, sac embryonnaire; *emb*, embryon. *Gr*: 10.

Fig. 6. *Dirca palustris.* Coupe longitudinale de l'ovule déjà très développé: *hyp*, hypostase; *se*, sac embryonnaire *emb*, embryon. *Gr*: 10.

Fig. 7. *Thymelaea Passerina.* Coupe longitudinale intéressant la région supérieure de l'ovaire et de l'ovule: *obt*, obturateur; *te*, tégument externe de l'ovule; *ti*, tégument interne; *ant*, antipodes. *Gr*: 100.

Fig. 8. *Drymispermum* (*Phaleria*) *revolutum.* Coupe longitudinale de l'ovule à nn stade avancé de son développement: *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *nuc*, nucelle; *hyp*, hypostase; *emb*, embryon. *Gr*: 12.

Fig. 9. *Thymelaea Passerina.* Sac embryonnalre avec de nombreuses antipodes. *Gr*: 325.

Fig. 10. *Dirca palustris.* Sac embryonnaire avec massif antipodial très développé. *Gr*: 325.

PLANCHE II.

Daphnopsis Swartzii.

Fig. 11. Nucelle avant la division de la cellule axile sous-épidermique. *Gr*: 700.

Fig. 12. Cellule-mère primordiale du sac embryonnaire. *Gr*: 700.

Fig. 13. Cellule-mère primordiale ayant donné quatre cellules-filles. *Gr*: 700.

Fig. 14. Des quatre cellules-filles, l inférieure est devenue la cellule-mère du sac embryonnaire. Son noyau a subi une première division. *Gr*: 700.

Fig. 15. Deuxième division du noyau de la cellule-mère du sac embryonnaire *Gr*: 700.

Fig. 16. Sac embryonnaire adulte, avec cinq antipodes. *Gr*: 325.

Fig. 17. Coupe longitudinale de l'ovaire et de l'ovule: *te*, tégument ovulaire externe; *ti*, tégument interne. *Gr*: 35.

Fig. 18. Coupe longitudinale de l'ovule, à un stade où l'embryon est encore peu développé: *nuc*, nucelle; *hyp*, hypostase; *sc*, sac embryonnaire. *Gr*: 9.

PLANCHE III.

Fig. 19. *Daphnopsis Swartzii.* Coupe transversale des téguments ovulaires à l'époque de la fécondation : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne ; *nuc*, nucelle. *Gr* : 325.

Fig. 20. *Daphnopsis Swartzii.* Coupe transversale des téguments ovulaires à une phase plus avancée que dans la figure précédente : les cellules de la première assise du tégument interne *ti*, sont déjà très allongées dans le sens radial, et celles de la dernière assise ont épaissi leurs parois. *Gr* : 325.

Fig. 21. *Daphnopsis Swartzii.* Coupe transversale du tégument séminal mûr : *te*, tégument externe, dont la dernière assise est très développée ; la première assise du tégument interne *ti* constitue l'*assise scléreuse* et la dernière, l'*assise réticulée* ; *nuc*, nucelle. *Gr.* : 325.

Fig. 22. *Daphne Gnidium.* Coupe transversale du tégument séminal mûr : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne ; *nuc*, nucelle ; *ap*, assise protéique. *Gr* : 325.

Fig. 23. *Aquilaria sinensis.* Assise réticulée vue de face. *Gr* : 325.

Fig. 24. *Goodallia guianensis.* Assise réticulée vue de face. *Gr* : 325.

Fig. 25. *Daphne pontica.* Assise réticulée vue de face. *Gr* : 325.

Fig. 26. *Wikstroemia indica.* Assise réticulée vue de face. *Gr* : 325.

Fig. 27. *Phaleria Cumingii.* Assise réticulée vue de face. *Gr* : 325.

PLANCHE IV.

Fig. 28. *Phaleria* (*Drymispermum revolutum*). Coupe transversale des téguments ovulaires à l'époque de la fécondation : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne. *Gr* : 325.

Fig. 29. *Phaleria* (*Drymispermum revolutum*). Coupe transversale des téguments ovulaires à un stade plus avancé que dans la figure précédente : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne, dont les cellules de la première assise commencent à s'allonger radialement. *Gr* : 325.

Fig. 30. *Phaleria* (*Drymispermum revolutum*). Coupe transversale de la graine bien avant la maturité : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne, dont la première assise est sclérifiée, et dont les cellules de la dernière assise offrent des bandes d'épaississement ; *nuc*, nucelle, dont certaines cellules, plus petites, présentent des parois épaissies. *Gr* : 210.

Fig. 31. *Peddiea africana.* Coupe longitudinale de la graine, bien avant la maturité, passant par la chalaze : *asc*, *assise scléreuse* du tégument interne ; *ar*, *assise réticulée* du tégument interne ; *hyp*, hypostase. Les trachées *tr* s'insinuent en dedans de l'assise réticulée *ar*, pour gagner la périphérie du nucelle. *Gr* : 35.

Fig. 32. *Daphne Laureola.* Coupe transversale de la graine : *alb*, albumen ; *ct*, cotylédons. *Gr* : 4,

Fig. 33. *Daphne Mezereum.* Coupe transversale de la graine : *alb*, albumen ; *ct*, cotylédons. *Gr* : 4.

Fig. 34. *Lachnaea globulifera.* Coupe transversale de la graine : *alb*, albumen ; *ct*, cotylédons. *Gr* : 15.

Fig. 35. *Octolepis decalepis.* Coupe transversale de la graine mûre : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne, dont la première assise est sclérifiée, mais dont les cellules de la dernière assise sont dépourvues d'ornementation ; *nuc*, nucelle ; *alb*, albumen. *Gr* : 325.

Fig. 36. *Octolepis decalepis.* Coupe transversale de la graine : *nuc*, nucelle ; *alb*, albumen ; *ct*, cotylédons. *Gr* : 7.

Fig. 37. *Synaptolepis retusa.* Coupe transversale des téguments ovulaires et du nucelle : *te*, tégument externe ; *ti*, tégument interne ; *trn*, trachées nucellaires. *Gr* : 325.

PLANCHE V.

Fig. 38. *Synaptolepis retusa.* Coupe transversale du tégument séminal à la maturité : *asc*, *assise scléreuse* ; *ar*, *assise réticulée* ; *trn*, trachées nucellaires ; *tc*, tissu cotylédonaire *Gr* : 425.

Fig. 39. *Synaptolepis retusa.* Assise réticulée, *ar*, vue de face, avec les trachées nucellaires *trn*. *Gr* : 280.

Fig. 40. *Dicranolepis cerasifera.* Coupe transversale de la région interne du tégument séminal : *ti*, tégument interne, dont les cellules de la dernière assise (*ar*) ne sont pas toutes réticulées ; *trn*, trachées nucellaires ; *tc*, tissu cotylédonaire. *Gr* : 425.

Fig. 41. *Dicranolepis cerasifera.* Région profonde du tégument séminal vue de face : *ar*, cellules réticulées de l'assise interne du tégument séminal ; *trn*, trachées nucellaires. *Gr* : 425.

BEITRÄGE ZUR HISTIOLOGIE EINIGER INTERESSANTEREN EXOTISCHEN MOOSE. I.

VON

DR. I. GYÖRFFY
(Löcse, Ungarn).

(Mit Tafel VI—VII).

Ephemeropsis tjibodensis Goebel.

Ein sehr seltenes Glied der Moose, und wegen seiner Eigenschaften unbedingt eines der interessantesten, ist *Ephemeropsis tjibodensis* GOEBEL.

Bekanntlich war PRINGSHEIM der erste, der auf den wichtigen, phylogenetischen Zusammenhang hingewiesen hat, welcher sich in der Homologie der Sporogonen der *Coleochaete* und der Moose befindet [1]). Diesen Zusammenhang der Moose mit den Algen zeigt in dem Bau seines vegetativen Körpers sehr auffallenderweise *Ephemeropsis tjibodensis*, und mit Recht sagt in seinem monumentalen Werk der unermüdliche Forscher der Moosflora von Java: MAX FLEISCHER [2]): „Denn die bis in Kleinigheiten gehende Uebereinstimmung des Vegetationskörpers mit gewissen Arten der Algengattung *Trentepohlia* ist so auffallend, dass sie unmöglich durch den sogenannten Parallelismus erklärt werden kann" [3]).

Schon selbst der Umstand, wie schwer dieses Moos seinen Namen erworben hat, ist interessant.

---

1) Cf. Die natürl. Pflanzenfam. I. T. 3., Abt. I. H., p. 6.

2) Flore de Buitenzorg. Ve part.: Die Musci der Flora von Buitenzorg, zugleich Laubmoosflora von Java, mit Berücksichtigung aller Familien und Gattungen der gesamten Laubmooswelt. III Bnd., Leiden 1906—1908.

3) MAX FLEISCHER l. c., p. 944.

Prof. K. GOEBEL erwähnt und teils figuriert [1]) zuerst das Moos unter dem Name: „Ephemeracee(?)", welches er zuerst in ♂ und sterilen Exemplaren neben Tjibodas sammelte. Später erwähnen [2]), die Ergebnisse des Sammelns von J. MASSART publizierend, RENAULD und CARDOT dieses Moos als: „Ephémeracée indéterminable" (cf. l. c. p. 98). Den Gattungsnamen: *Ephemeropsis* erwähnt zuerst Prof. GOEBEL in dem I Teil seiner „Archegoniatenstudien" [3]) und den ganzen Namen in einer Figurenerklärung [4]) einer Abbildung [5]). Wertvolle Beiträge zur Kenntnis der *Ephemeropsis* gibt Prof. GOEBEL auch in seiner Organographie [6]). K. GOEBEL kannte aber das Moos bisher nur im sterilen Zustande. Und die richtige systematische Stelle dieses Mooses allein nach seinen vegetativen Teilen zu finden war: eine harte Nuss. Mehrere Forscher hielten es für eine *Ephemeracee* (GOEBEL, RENAULD et CARDOT); Prof. GOEBEL erwähnt an einer Stelle [7]), dass Dr. C. MÜLLER-HAL. es für *Solmsiella* gehalten hat; und als E. BESCHERELLE zum erstenmale die Figuren der Kapsel von MAX FLEISCHER gesehen hat, dachte er auf eine Verwechslung mit einer kleinen *Daltonia* und nur: „Durch Zusendung eines sporogontragenden Exemplars wurde aus dem Saulus ein Paulus" [8]).

Die erste Beschreibung des Sporogons teilt M. FLEISCHER in „Hedwigia" mit einer Figur mit [9]); dann ausführlicher in

1) K. GOEBEL: Morphologische und biologische Studien. — Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Vol. VII, Leide 1888, p. 66—69; Pl. IX, Fig. 94—101.

2) RENAULD et CARDOT: Mousses récoltés à Java par M. J. Massart. — Rev. Bryol. 23, 1896, p. 98—99. — CARDOT: Contributions à la Flore bryologique de Java. — Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 1897. Suppl. I, p. 1—31.

3) K. GOEBEL: Archegoniatenstudien. 1. Die einfachste Form der Moose. — „Flora" od. Allgem. Botan. Zeit., 76. Bnd., Ergänzungsb. z. J. 1892, Marburg 1892, p. 91, 99, 100.

4) K. GOEBEL in „Flora" 76, 1892, Taf. X. Fig. 50.

5) K. GOEBEL in „Flora" 76, 1892, p. 116.

6) K. GOEBEL: Organographie der Pflanzen, Jena 1898—1901, p. 340—342, Fig. 229, *6*, Fig. 230.

7) K. GOEBEL in Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Vol. VII, 1888, p. 66.

8) M. FLEISCHER in Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 948.

9) MAX FLEISCHER: Ueber Entdeckung der Früchte von *Ephemeropsis tjibodensis Goeb.* und ihre systematische Stellung. — „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p. (8)—(10), Habitusbild auf p. (9). — Ueber diese Arbeit referiert CARDOT in Rev. Bryol. 26, 1899, p. 45—46.

der Buitenzorger Zeitschrift[1]) 2 Tafeln beifügend, deren eine sehr schön und coloriert ist[2]). Mit Veränderungen und mit neuern Beobachtungen erweitert beschreibt M. Fleischer dieses Moos sehr eingehenderweise in dem letzten Band[3]) seines Werkes über die Moosflora von Java, welches Moos er wegen seiner Selbständigkeit in eine neue Familie: „*Nemataceae*" einreiht[4]), und so betrachtet es auch der berühmte finnische Bryolog V. F. Brotherus[5]).

Warum dieses Moos ein Unicum ist, kann man aus folgender kurzen Zusammenfassung ersehen.

Dieses epiphytische Moos bildet olivengrüne bis braunrötliche Überzüge auf Blättern und Stengel der *Zingiberaceen*, *Quercus* und *Acrostichum*, welche aus in einander verworrenen, dichotomisch vielfach verzweigtem[6]), dorsiventralem Dauerprotonema bestehen. Die Haupt- und Nebenachsen der kriechenden Protonemafäden befestigen die seitliche „Hapteren"[7]) an das Substrat. Die aufrecht wachsenden, mit einer fadenförmigen Borste endenden Assimilationsorgane tragen seitlich etagenartig geordnete, horizontal ausgebreitete Zweigsysteme, welch' letztere sich nach oben immer verkleinern[8]). Auf der Spitze der Assimila-

1) Max Fleischer: Diagnose von *Ephemeropsis tjibodensis Goeb.*, descript. compl. fl. c. fr. — Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg (Vol. XVII.) 2e sér. Vol. II, Leide 1901, p. 68—71, Pl. I. col, fig. 1—8, Pl. II, fig. 1—12.

2) Nämlich die Fig. 1—8 der Taf. I.

3) Max Fleischer in Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 945—948, p. 946, Fig. *a*—*h*.

4) Cf. „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p. (10).

5) V. F. Brotherus in den natürl. Pflanzenfam. I. T. 3., Abt. II. H., p. 916—918.

6) „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p. (9), Fig. — Ann. du Jard. de Buitenzorg 2e sér. T. II, Pl. I. Fig. 2. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. 164, *b*.

7) „..... sie stellen dem Substrate dicht angeschmiegte Haftorgane dar, der Einfachheit halber seien diese mir sonst von keinem Laubmoos bekannten Organe mit dem von Warming eingeführten Namen „Hapteren" [s. Warming in Vidensk. Selskabs Skrift 6. Räk. 1881/2 — adnot. Gy.] bezeichnet." Goebel in Ann. de Buitenzorg VII, 1886, p. 67 — Delin. vide: „Hedwigia" XXXVIII, 1899, p. (9), Fig. *H*. — Ann. de Buitenzorg 2e sér., T. II, Pl. I, Fig. 2, *h*; Pl. II, Fig. 6, *h*. — Goebel, Organographie, p. 342, Fig. 230, *H*. — Flora von Buitenzorg, Ve part. III Bnd., p. 946, Fig. *c*, c^2.

8) „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p. (9), Fig. *A*. — Ann. de Buitenzorg 2e sér. T. II, Pl. I, Fig. 2, *a*, Fig. 6; Pl. II. Fig. 6, *a*. — Flora von Buitenzorg, Ve part. III Bnd., p. 946, Fig. *c*.

tionsorgane entwickeln sich oft verbreiterte, wasserhelle grosse Zellen, welche K. Goebel für „Blatthemmungsbildungen" hält. Die mehrzelligen Brutkörper besitzen „Ankerzellen" (Goebel)[1]).

Die *Ephemeropsis* ist zweihäusig und scheinbar einhäusig (rhizautöcisch).

Sporogone einzeln; Vaginula fast zwiebelformig[2]), breiter als hoch von einigen kleinen Perigonialblättern umgeben. Die mit Schnabel versehene Kapsel ist länglich, Calyptra am Rande gefränzt[3]). Nach den neueren Beobachtungen Fleischer's[4]) entsprossen aus der noch auf der Kapsel sitzenden Haube neue Pflanzen[5]). So eine Calyptra habe auch ich unter meinem Material gefunden. Diese Erscheinung ist bis jetzt nur bei einem einzigen Moos beobachtet, nämlich bei *Octodiceras Julianum*[6]).

Als ich den III Band der Moosflora von Java erhalten habe, habe ich mit der grössten Interesse das über *Ephemeropsis* Geschriebene gelesen. Darum wandte ich mich mit meiner Bitte an die Direction des „Departement van Landbouw" in Buitenzorg den dort weilenden Forscher Herrn M. Fleischer zum Einsammeln dieses Mooses für mich als Alcoholmaterial aufzufordern. Mit dem grössten Dank erwähne ich auch hier, dass genannte Direction am 29. IV. 1910 mir die liebenswürdige Antwort gab, dass sobald Herr M. Fleischer nach Tjibodas fahren wird, er das Moos einsammeln wird. Anfangs Aug. 1911 sandte mir Herr M. Fleischer aus Batavia die Moosschätze.

---

1) Goebel in „Flora" 1892. Suppl.-Bnd, p. 98. — Delin. vide: Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. II, Fig. 6, *b*, *c*. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. *c*, *c*3.

2) Ann. de Buitenzorg, 2e sér. T. II, Pl. I, Fig. 8 col.

3) „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p. (9), Fig. — Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. I. Fig. 2, 5 col. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. *b*.

4) Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd. VIII, p. 948.

5) Die Musci der Flora von Buitenzorg, III Bnd., p. 946, Fig. *f*.

6) „Calyptrae plantarum hoc modo cultarum haud raro poliferae reperiuntur, ita ut fructus coronulam plantarum juniorum ferentes conspiciuntur. Calyptrae nempe e pariete sua exteriore radiculas brunneas emittunt, e quibus turiones nascuntur sine prothallio praemisso". Cf. W. Ph. Schimper: Synopsis Musc. europ. Editio sec. 1876, p. 123. — E. G. Britton: „Octodiceras Julianum, its propagation, distribution and history" The Bryol. Vol. V. 1902, p. 83—84. — Fig. in The Bryol. Vol. V. 1902, p. 83, et A. J. Grout: Mosses with hand-lens and microscope, p. 79, Fig. 29.

Für die grosse Gefälligkeit, die Mühe und für die werte Unterstützung des Herrn M. Fleischer (Batavia, Kebon Sirih) sage ich auch hier meinen tiefgefühlten herzlichsten Dank.

In einer der Epruvetten war *Ephemeropsis* sammt *Treubia insignis*, die Scheda lautet folgenderweise:

„*Ephemeropsis tjibodensis* c. sporog.
Gedeh, oberhalb Tjibodas 1550 m.
Treubia insignis bei 2000 m.
23/12 1910. leg. M. Fleischer".

Die sterile Pflanze ist auf Java sehr verbreitet, sonst kommt sie nirgends vor; die Sporogone sind aber „sehr selten und spärlich vorhanden" [1]); zum erstenmal sammelte M. Fleischer im Juli 1898 Sporogone.

Selbstverständlich habe ich die Untersuchung der *Ephemeropsis* mit dem grössten an Neugier grenzenden Interesse angefangen, hauptsächlich, um dieses höchstinteressante Moos aus meinen eigenen Beobachtungen kennen zu lernen. Während diesen Untersuchungen aber beobachtete ich einige solche Eigenschaften, welche entweder nicht im Einklang mit der Literatur, oder gar nicht bekannt waren.

Ich gebe jetzt im Folgenden die Ergebnisse der diesbezüglichen Untersuchungen.

Bei meinem Material war die Oberfläche eines gewissen Monocotylenblattes mit einem 11 × 8.5 cm. Ueberzug bedeckt, aus welchem mehrere, meist schon ganz reife und abgedeckelte Sporogone emporragten. Neuere Beiträge kann ich nur von den sich auf die ungeschlechtliche Generation beziehenden Untersuchungen geben.

I. *Die Form der Kapsel.* Ich finde es für sehr auffallend, dass die auf die Kapsel der *Ephemeropsis tjibodensis* beziehenden Abbildungen am meisten unrichtige Proportionen aufweisen. Die sich auf die noch mit Haube bedeckten jungen Kapseln

1) Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 948.

beziehenden Abbildungen sind richtig [1]), aber die sich auf die reifen, und mit geschnabelten Deckel versehenen [2]), sowie auf die abgedeckelten Kapseln [3]) beziehenden Figuren zeigen ein unrichtiges Mass. Nach M. Fleischer: „Deckel fast von Urnenlänge . ." [4]) und diese Tatsache passt wirklich auf die jungen Kapseln, diese Figuren [1]) zeigen eine gutes Mass; aber die Urne der reifen Kapsel ist schon um die Hälfte länger als der Deckel (Taf. VII, Fig. 8). Der Deckel ist beinahe kugelförmig (Taf. VI, Fig. 7, Taf. VII, Fig. 8), seitlich stark ausgewölbt.

Besonders sehr auffallend ist die Kürze der Urne bei jenen Abbildungen [3]) von M. Fleischer, welche abgedeckelte Kapseln darstellen. Die Kapsel des von Herrn M. Fleischer mir gesandten Materiales sind ausnahmlos alle länger, und solche, welche unsre Fig. 6 der Taf. VI und Fig. 7 der Taf. VII zeigen. Das erhellt sich übrigens auch aus den Messungen; z. B. die auf der Fig. 7 der Taf. VII abgebildete Kapsel zeigt folgendes Mass; die ganze Kapsel ist: 1.615 mm. lang, von diesen fallen auf den Hals: 255 μ, auf die Länge der Urne: 1.105 mm. und 255 μ auf die Länge der Peristomzähne; die Urne ist unten, am breitesten Punkte: 459 μ breit, am Mundteil: 391 μ. — Die, auf Fig. 6 der Taf. VI abgebildete Kapsel hat eine ganze Länge von: 1.615 mm.; von diesen fallen auf den Hals: 170 μ auf die Länge der Urne: 1.190 mm. und auf die Peristomzähne gleicherweise: 255 μ; die Urne ist am breitesten Teil unten: 476 μ, beim Mund: 408 μ breit. — Auch das fand ich für die Kapsel der *Ephemeropsis* sehr characteristisch, dass die Peristomzähne immer an seinen Spitzen gegeneinander gebogen sind und so die Kontur einer Halbkugel aufweisen (Taf. VI, Fig. 6, Taf. VII, Fig. 7), und stehen nicht so steif aufwärts, wie bei den Figuren von M. Fleischer [5]).

---

1) „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p, (9), Fig. — Ann. de Buitenzorg, 2e sér. T. II, Pl. I, Fig. 2. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, *b*.

2) Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. I, Fig. 3. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. *d*.

3) Ann. de Buitenzorg, 2e sér. T. II, Pl. I, Fig. 4. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. *d'*.

4) „Hedwigia" XXXVIII. 1899, p. (10) et locis supra citatis.

5) Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. I, Fig. 4. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. *d'*.

Ganz gut figuriert es M. Fleischer [1]) aber erwähnt im Texte nichts davon, dass auf dem Halsteil Unebenheiten, Auswölbungen sind, welche den Hals knotig machen.

Wollen wir jetzt der Reihe nach die neueren histiologischen Beiträge der einzelnen Teile der Kapsel besprechen, so müssen wir folgendes vortragen.

II. *Schnabel* (*rostrum*). — Max Fleischer erwähnt über die Form der Epidermiszellen des Schnabels im Ganzen nur folgendes: „Deckelzellen dünnwandig, quadratisch" [2]). Für das Rostrum ist aber sehr characteristisch, dass während die am Grunde des Schnabels vorhandenen Epidermiszellen quergestreckt (Taf. VI, Fig. 2, 2), also abgeplattet sind, die am oberen Teil des Schnabels vorhandenen Zellen höher als breit sind, ihre Längsachse läuft parallel mit der organischen Achse (Taf. VI, Fig. 2, 1). Sehr auffallend ist, dass die das Innere des Schnabels bildenden Zellen mit ihrer Achse schräg herunter gereiht sind (Taf. VI, Fig. 2 — die Punktierung zeigt diese Richtung der Zellen).

III. *Epidermis der Urne*. — Die Epidermiszellen der ganz jungen, grünen, ungereiften Kapsel sind alle emporgewölbt, mit kleinerer Vergrösserung angesehen als warzig auffallend. Von dieser Tatsache ist in der Literatur nichts erwähnt. Ebenso auch das nicht, dass die Zellwände der Epidermis bei der jungen Kapsel ganz dünn sind.

Ganz andere Verhältnisse zeigen die gereiften Kapseln. M. Fleischer betont, dass: „Epidermiszellen rechteckig *quergestreckt* mit verdickten und etwas verbogenen, längeren Querwänden, schwach collenchymatisch, gegen die Mündung mehrere Reihen sehr niedrig, querbreit" [3]). Von diesen Eigenschaften zeigt das Abplatten und die Verdickung der Zellen noch am besten die zuerst publizierte Figur [4]), denn die späteren [5]) sind ebenso nicht

---

1) Siehe die Fussnote 5) auf der vorhergehenden Seite.

2) Cf. Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, p. 70; Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 947.

3) Cf. „Hedwigia" XXXVIII, 1899, p. (10); Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, p. 70. — Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p 947.

4) Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. II, Fig. 1.

5) Die Musci der Flora von Buitenzorg, III Bnd., p. 946, Fig. *g*.

characteristisch, wie die im Buch des V. F. Brotherus von Dr. J. Pohl übrigens sehr schön ausgeführte Figur [1]).

Die Epidermiszellen der reifen, ganz entwickelten Kapsel sind quergestreckt, abgeplattet, oft mit verbogener horizontaler Wand versehen (Taf. VI, Fig. 1) und was sehr wichtig ist und was die Literatur nicht erwähnt hat: Verdickungen zeigen nur jene Zellwandteile welche horizontal laufen, während die wagerecht stehenden Wandteile dünn geblieben sind. Auf den allerersten Figur von M. Fleischer [2]) ist diese Eigenschaft noch ersichtlich, auf den späteren aber nicht mehr. Ein sehr schönes Beispiel gibt *Ephemeropsis* auf das Plattencollenchym. Nicht einmal sind auch in den Ecken kugelförmige Verdickungen zu sehen, was also dem Eckencollenchym entspricht.

IV. *Bau der Peristomzähne.* Das von Herrn M. Fleischer gesandte Material war gut auch für das feinere Studium des Baues der Peristomzähne.

Beim Peristom-Querschnitt der ganz jungen Kapsel (Taf. VII, Fig. 3) sind die Zellen sehr dünnwandig, mit Chloroplasten vollgestopft. Die Teilung der, unter der Epidermis (Taf. VII, Fig. 3, 1) liegenden Zellen, der Peristommutterzellen sieht man ganz gut, und zwar zuerst auf 2, dann der der nach aussen nach der Peripherie liegenden Tochterzellen wieder auf zwei durch einen radialen Wandtheil — die so entstandene 3 Tochterzellen verdicken stark in den miteinander in Berührung stehenden Ecken. Auf der Taf. VII, Fig. 3 sind die verdickten Wandtheile (3, 4) — welche später die Peristomzähne sein werden — noch ganz homogen — hauptsächlich die äusseren Lamellen (3) muss man einer besonderen Beobachtung unterziehen — zeigen keine Structur, so jung war noch

1) Nur nebensächlich bemerke ich, dass man den Namen der Familie verschiedenartig schreibt. M. Fleischer schrieb zuerst in der „Hedwigia" XXXVIII, 1899, p. (10): Nematoceae", so schreibt auch Brotherus im Text der Natürl. Pflanzenfam., p. 916, aber im Index schon „Nemataceae" ist, ebenso bei Fleischer in Musci der Flora von Buitenzorg, III Bnd. XXI, p. 943. — Weil diese Benennung aus: τὸ νῆμα -τος, -τα entsteht, ist sein richtiger Name: „Nemataceae".

2) Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. II, Fig. 1.

die Kapsel. Auch sehen wir noch keinen Spur von dem Endostom. Aber in diesem ganz jungen Zustand kann man schon ganz sicher feststellen, dass *Ephemeropsis* zu den *Diplolepideen* [1]) gehört.

Sehr interessante Verhältnisse zeigt *Ephemeropsis* — wie übrigens auch die meisten anderen Moose — in Längsschnitt der Peristomzähne, besonders an der Basis derselben.

Der Längsschnitt der Kapsel von M. Fleischer [2]) orientiert uns nur im Allgemeinen, auch wegen seiner Kleinheit kann er nicht alle Verhältnisse klar darstellen. Bezüglich der Längsschnitte der Peristomzähne haben wir nicht sehr viele Daten, in dieser Hinsicht steht das Werk von Lautzius-Beninga [3]) noch immer allein.

Den Längsschnitt des basalen Teiles eines Peristomzahnes zeigt unsere Fig. 2 der Taf. VII. Die Epidermiszellen der Urne (1) und des Deckels (2) sind grosslumig, mit Chloroplasten vollgegestopft, alle Zellen sind gross. Desto auffallender sind zwei kleinere Zellen (3), welche sonst im übrigen mit den anderen ganz übereinstimmen, diese kleineren Zellen bilden den Ring (annulus). Unter der Epidermis liegt eine meist aus kleinere Zellen bestehende Schichte, welche hie und da zweischichtig ist, und welche schon mit der äusseren Lamelle (5) der Peristomzähne in Berührung steht. Die Zellen der Aussenplatte (plaque extérieure) sind klein, abgeplattet, quer-, richtiger gesagt, radialgestreckt (5); eine jede zeigt lamellige, übermässig starke Verdickung, in so einem Mass, dass die die Aussenplatte bildenden Zellen als eine Säule von aufeinander gelegten Lamellen erscheinen. Die verdickten Lamellen sind sehr stark lichtbrechend, erreichen die ganze Breite der Zelle. Mehrmals sind sie verzweigt. Diese lamellige Structur der Aussenplatte schematisiert die Figur von M. Fleischer gut [4]).

---

1) Philibert: De l'importance du péristome pour les affinités naturelles des mousses, 2e art. — Rev. Bryol. 11. 1884, p. 69.

2) Flora von Buitenzorg III. Bnd., p. 946, *e*.

3) S. Lantzius-Beninga: Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristoms. — Nova Acta Acad. Caes. Leopol. — Carol. curios., Vol. XXII, P. II, Breslau & Bonn 1850, p. 561—604, Tab. 55—66.

4) Cf. Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. II, Fig. 2.

Die Zellen der Innenplatte (plaque intérieure) (6) sind auch abgeplattet, viel breiter als hoch, zwar sind sie sehr stark verdickt, haben eine homogene Structur. Die Verdickung ist so hochgradig, dass der Lumen der Zellen sehr klein ist, Die Verdickung erreicht längs der horizontalen Zellwandteilen ihren Höhenpunkt, so zeigt die innere Oberfläche der Peristomzähne die characteristische gezackte Kontur. Das Endostom ist nur als kleines Häutchen vorhanden (Taf. VII, Fig. 2: 7). Am Grundteil des Peristomzahnes sind einige grössere Zellen (8), welche das Fundament bilden, dies sind die „fundamentalen Zellen" (Gy.), welche wie bei einem Gewölbe mit ihren unregelmässig verdickten Wandteilen die Peristomzähne stützen. Die benachbarten Zellen sind alle mit Stärkekörner enthaltenden Chloroplasten gefüllt. Das Praeparat in I in IK erscheint beinahe schwarz.

V. *Spaltöffnungen und „durchlüftende Hügel"*. — Bezüglich der Stomata schreibt zuerst M. Fleischer folgendes: „.... mit deutlichem Halsteil, in welchem eine Reihe cryptophore Spaltöffnungen wahrnehmbar sind" [1]) und er figuriert sie auch so [2]). Später aber schreibt M. Fleischer: „im deutlichen Halsteil mit einer Reihe phaneroporer, auch scheinbar cryptoporer Spaltöffnungen" [3]) und auf seiner Figur [4]) stehen die Schliesszellen mit den anderen Epidermiszellen in einem Niveau.

Schon dieses Schwanken selbst ist sehr auffallend. Vor Allen müssen wir wieder jene schon früher erwähnte Tatsache betonen, dass auf dem Halsteil der Kapseln mehrere Knoten, Auswölbungen sind (Taf. VI, Fig. 7, Taf. VII, Fig. 7, 8). Am Gipfel dieser Auswölbungen befinden sich immer zerstreut, aber keineswegs in geordneten Reihen die Spaltöffnungen undzwar in geringer Zahl: 4—5—6. Die Spaltöffnungen sind, ohne jede Regelmässigkeit, zerstreut entwickelt; die Längsachse der einen liegt parallel mit der organischen Achse der Kapsel, die

---

1) „Hedwigia" XXXVIII, 1899, p. (10) et Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, p. 70.
2) Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. II, Fig. 5.
3) Die Musci der Flora von Buitenzorg, III Bnd., p. 947.
4) Flora von Buitenzorg, Ve part., III Bnd., p. 946, Fig. *h* (zwar zwei *h* sind).

der anderen bildet mit ihr schon einen Rechtwinkel (Taf. VI, Fig. 9), oder einen schiefen Winkel (Taf. VII, Fig. 6). Die Stomata sind meist einzeln vorhanden, einmal sah ich Zwillingsspaltöffnung (Taf. VII, Fig. 1), welche auch insofern eine Ausnahme bildete, dass die Längsachse der Zwillingsglieder einen schiefen Winkel einschlossen.

Im Allgemeinen sind die Stomata bei den Phanerogamen conform, haben eine gleiche Grösse. Bei *Ephemeropsis* sind die Spaltöffnungen gar nicht uniform. Die Taf. VII, Fig. 1 zeigt eine in die Länge, die Fig. 9 der Taf. VI und Fig. 6 der Taf. VII zeigen mehr in die Breite gestreckte Stomata. Sehr auffallend ist bei den Spaltöffnungen von *Ephemeropsis* auch jene Eigenschaft, dass die Centralspalte einmal normal entwickelt (Taf. VII Fig. 1, 6) ein anderesmal s e h r b r e i t ist (Taf. VI, Fig. 9) und dann ist der mit der Centralspalte benachbarte Zellwandteil der Schliesszellen unregelmässig aber stark verdickt. Dieses muss ich deswegen sehr betonen, damit jemand, meine Fig. 9 der Taf. VI ansehend, nicht denke, dass hier vielleicht ein Zeichen-Fehler vorliegt.

Die Zweiförmigkeit der Spaltöffnungen hat übrigens schon M. Fleischer bemerkt; wenn er auch darüber kein Wort erwähnt, zeigt seine Figur [1]) die Beobachtung unbestreitbar.

Das Mass einer, mit kleiner Centralspalte versehenen, also kann man sagen: normalen — Spaltöffnung ist folgendes: 32 μ lang, 49 μ breit; die Centralspalte ist: 9 μ lang und 6 μ breit.

Mediane Querschnitte aus den Spaltöffnungen der Moose zu verfertigen ist bekanntlich eine Probe der Geduld, bei *Ephemeropsis* aber, eben weil die Längsachse der Stomata in verschiedenen Richtungen fällt — nur eine Spiele des Zufalles.

Das wertvolle Material, welches mir Herr M. Fleischer geschickt hat, ist bei diesen Querschnitten Verfertigungen grösstenteils zum Opfer gefallen.

Auf dem Querschnitt des Halses sieht man sehr gut die Auswölbungen des collaren Teiles, und die auf dem obersten

---

1) Flora von Buitenzorg, V^e part., III Bnd., p. 946, Fig. *h*.

Teil des Hügelchens sitzenden Spaltöffnungen (Taf. VI, Fig. 4, 5, Taf. VII, Fig. 5). Das Gewebe des Halses ist auf solchen Stellen ausgewölbt so, dass es in der Mitte dieser Hügelchen am höchsten ist und sich gegen den Rand allmählig senkt.

Die Schliesszellen der Spaltöffnungen liegen übrigens mit den benachbarten Epidermiszellen des Hügelchen in gleichem Niveau (Taf. VI, Fig. 4, 5; Taf. VII, Fig. 5), folglich sind sie, ohne Zweifel: phaneropor!

Die Fig. 4 der Taf. VI und Fig. 5 der Taf. VII zeigen so einen Quer-, respective Längsschnitt, welchen die Schnittfläche nicht knapp median getroffen hat, nämlich nicht durch die Centralspalte. Bei beiden ist eine grosse innere Athemhöhle (3), welche mit grossen Intercellularräumen in Verbindung steht. Bei Fig. 5 der Taf. VII habe ich die Kontur der Oberfläche einer benachbarten Zelle punktiert gezeichnet, welche die Spaltöffnung überragt. Nämlich in mehreren Fällen liegt eine oder die andere benachbarte Zelle höher, als die Schliesszellen (Fig. 1, 4, der Taf. VII). Wenn wir jetzt z. B. die Lage der Schliesszellen mit diesen Zellen in Vergleichung bringen, so können wir sehr leicht die Stomata für cryptopore erklären, denn in der Wirklichkeit liegen z. B. bei der Fig. 5 der Taf. VII die Schliesszellen tiefer, wie die punktierte Zelle. Bei einer Messung sah ich, dass die Schliesszellen 3 μ tiefer liegen, als die eine emporgewölbte Zelle.

Einen medianen Querschnitt der Spaltöffnung stellt Fig. 5 der Taf. VI dar. Die Schliesszellen zeigen eine grosse Differenzierung, da sowohl die epi-, wie die hypobasalen Cuticularleisten entwickelt sind. Die hypobasalen Cuticularleisten sehen wir übrigens auch bei Fig. 4 der Taf. VI. Zufolge der Entwicklung beider Cuticularleisten ist bei den Schliesszellen sowohl der eisodiale, wie die opisthiale Vorhof [1]) sichtbar.

Die Spaltöffnungen der Moose sind grösstenteils phaneropor, wir kennen aber auch cryptopore [2]). Aber s. g. emporgehobene

---

1) Mit der Benennung Mohl's: „Vor-" und „Hinterhof".

2) Z. B. *Buxbaumia aphylla* (Bot. Centralbl., 1890, Bnd. XXII, N°. 20—25, Taf. Fig. 7—8), *Orthotrichum anomalum* (ebenda Fig. 9), *Mnium cuspidatum* (Jahrb.

Stomata kenne ich nur bei den phylogenetisch höher organisierten [1]) Lebermoosen [2]); unter den Laubmoossen jedoch — kann ich mich nicht zurückerinnern, wo die Stomata emporgehoben gewesen wären. So zeigt die Kapsel von *Ephemeropsis* eine sehr fortgeschrittene Entwicklung, das heisst eine sehr hochgradige Anpassung an das Luftleben, was am klarsten eben die Stomata beweisen.

Bezüglich der Standortsverhältnisse sagt M. FLEISCHER folgendes: „In den feuchten Urwäldern der Bergregion auf Blättern und Stengeln von *Quercus*-, *Acrostichum*-Arten etc. an besonders feuchten Stellen längs der Bachläufe" [3]).

Aus diesen Verhältnissen des Vorkommens erhellt, dass es diesem Moos neben seinem epiphytischen Leben an Wasser nicht mangelt, im Gegenteil. Die Niederschläge werden durch das Geflecht der Dauerprotonema sicher festgehalten, darum muss die ungeschlechtliche Generation die an das Luftleben angepasste Kapsel sich mit einer erhöhten Transpiration versorgen — was wahrscheinlich ähnlich den Phanerogamen [4]) auch bei *Ephemeropsis* durch die emporgehobenen Spaltöffnungen erreicht wird.

Wie schon mehrmals erwähnt, sitzen die Stomata am Gipfel der Hügelchen. Die Hügelchen ragen um 540 μ—600—700 μ über das Niveau der Halsepidermis (Taf. VI, Fig. 8, Taf. VII, Fig. 4). Die Querschnitte dieser Auswölbungen sind sehr characteristisch. Aus dem Rande dieser Hügelchen verfertigte Querschnitte (Taf. VII, Fig. 4) zeigen eine unregelmässig, unebene Oberfläche:

---

f. wiss. Bot. XVII, Taf. XXVI, Fig. 64), *Plagiobryum Zierii* (Ung. Bot. Blätter V. 1906, Taf. IV, Fig. 1). — Bei ein und derselben Art kommen selten beide Arten von Spaltöffnungen vor (cf. „Hedwigia" XLV. Taf. I, Fig. 3, Taf. II, Fig. 4).

1) Cf. VON WETTSTEIN: Handb. d. syst. Bot.; Dr. O. PORSCH: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie 1905.

2) Z. B. *Fegatella conica* [KAMERLING in Flora, Ergänzungsb. zu Jahrg. 1897 (84. Bnd.) Taf. III, Fig. 22], *Targionia hypophylla* (KAMERLING ibid., Taf. III, Fig. 24; Dr. K. MÜLLER: Die Lebermoose 1906—1911. I. Abt., p. 232, Fig. 145), *Reboulia hemisphaerica* (FR. CAVERS in New Phytologist, Vols. IX & X, 1910—1911, Sep.-Abdr. p. 39, Fig. 29, *E*), *Sauteria alpina* (Dr. MÜLLER, l. c., p. 245, Fig. 151), *Peltolepis grandis* (Dr. MÜLLER, l. c., p. 248, Fig. 153 *b*).

3) Flora von Buitenzorg, V^e part., III Bnd., p. 948.

4) HABERLANDT: Physiol. Pflanzenanat., IV. 1909.

die Epidermiszellen sind dickwandig hie und da stark verdickt, an der Oberfläche holperig. Ganz ein anderes Bild zeigt der Querschnitt aus dem mittleren Teil des Hügelchens (Taf. VI, Fig. 8). Die Epidermiszellen (1) haben auch hier eine unebene Oberfläche, sind aber grosslumig und haben, ausser dem mit der Luft in Berührung stehenden Wandteil, überal zarte dünne Zellwände. Unter der Epidermis liegt das lockere Gewebe, aus den mit grossen Intercellularen durchwebten Zellen des Schwammparenchyms (2) bestehend, welche mit Chloroplasten vollgestopft sind.

Der Luftraum des Halsteiles der Kapsel von *Ephemeropsis* ist also mit den lockeren Zellen des Schwammparenchyms schwach durchwebt.

Da aber die Intercellularen sehr gross sind, so beweist diese innere Einrichtung, dass die Luftgeneration eine hochgradige Transpiration entwickeln muss, was übrigens auch die Stomata ohne Zweifel zeigen. Diese am Halsteil vorhandenen Hügelchen sind nichts anderes, als „durchlüftende Hügel (Gy.).

VI. *Seta*. — Auf dem Querschnitt der Seta (Taf. VI, Fig. 3) sind die Epidermiszellen ausgewölbend, zwar dickwandig, doch nicht so sehr stark sklerenchymatisch verdickt, wie man es auf einigen Figuren [1]) sehen kann.

Endlich muss ich auch hier den Herren Dr. A. de Degen (Budapest), dem Director der Samenkontrollstation und Hofrat Dr. F. Filarsky (Budapest), Director der botan. Abteilung des Ung.-National-Museums für die gefälligen Ausleihung einiger Bücher und vor Allen, — wie ich schon früher erwähnte — dem Herrn Max Fleischer und dem Herrn H. Lovink, Director des Botan. Gartens in Buitenzorg — meinen herzlichsten Dank sagen.

Löcse, den CLXXXIII.-ten Jahreswechsel des Geburtstages von J. Hedwig.

---

1) Ann. de Buitenzorg, 2e sér., T. II, Pl. II, Fig. 8, 9.

FIGURENERKLÄRUNG.

Statio materiae, in liquore alcohol conservatae:
Java, Gedeh supra Tjibodas 1550 m supra mare.
23. XII. 1910. leg. M. FLEISCHER.

TAF. VI.

Ephemeropsis tjibodensis Goeb.

Fig. 1. Oberflächenansicht der Urnenepidermis bei gereifter Kapsel; die Epidermiszellen zeigen typische plattencollenchymatisch verdickte horizontale Wände (215-f. Vergr.).

Fig. 2. Schnabelteil einer jungen Kapsel: 1 = die langgestreckten oberen und 2 = die unteren, viereckigen Epidermiszellen des Schnabels; 3 = Konturen der Peristomzähne. Die inneren ausfüllenden Zellen des wasserhellen durchsichtigen Schnabels sind in schief herunterlaufende Reihen geordnet, welche Richtung punktiert gezeichnet ist (160-f. Vergr.).

Fig. 3. Querschnitt der Seta. Die Epidermiszellen sind ausgewölbt (215-f. Vergr.).

Fig. 4. Detail-Längsschnitt des Halsteiles nämlich Längsschnitt eines „durchlüftenden Hügelchens" mit dem Querschnitt einer Spaltöffnung, welche die Schnittfläche durch die Centralspalte nicht getroffen hat. 1 = Epidermis; 2 = die mit Chloroplasten vollgestopften Zellen des Schwammparenchyms; 3 = innere Athemhöhle (320-f. Vergr.).

Fig. 5. Querschnitt eines „durchlüftenden Hügelchens": 1 = Epidermiszellen; 2 = Schwammparenchym mit Chloroplasten; 3 = innere Athemhöhle; 4 = Intercellularen (320-f. Vergr.).

Fig. 6. Habitusbild einer, im Alcohol conservierten, ganz gereiften Kapsel im Wasser. Das Peristom biegt sich auf der Spitze kugelförmig zusammen; am Halsteil sind Knoten ersichtlich (16-f. Vergr.).

Fig. 7. Habitusbild einer geschnabelten noch jungen, im Alcohol conservierten Kapsel im Wasser (16-f. Vergr.).

Fig. 8. Querschnitt eines „durchlüftenden Hügelchens"; 1 = Epidermis; 2 = Schwammparenchym; 3 = Intercellularen; 4 = Zellen der fleischigen Columella (320-f. Vergr.).

Fig. 9. Oberflächenansicht der Spaltöffnung mit *u* ist der gegen die Urne, mit *s* der gegen die Seta liegende Teil bezeichnet (320-f. Vergr.).

TAF. VII.

Fig. 1. Oberflächenansicht einer Zwillingsspaltöffnung; auf dem mit 1 bezeichneten Teil sind die Epidermiszellen um 3 μ über die Schliesszellen erhoben; *u* deutet den gegen die Urne, *s* den gegen die Seta liegenden Teil (320-f. Vergr.).

Fig. 2. Längsschnitt aus dem Grundteil eines Peristomzahnes; Epidermiszellen: 1 = des Deckels; 2 = der Urne; 3 = Ringzellen; 4 = Gewebe des Säulchens; 5 = Aussenplatte des Peristomzahnes mit der charakteristischen lamelligen Verdickung; 6 = homogene, keine Structur zeigende Innenplatte; 7 = Endostom, 8 = „fundamentale Zelle" (320-f. Vergr.).

Fig. 3. Querschnitt des Peristoms einer ganz jungen Kapsel; Epidermiszellen: 1 = des Deckels; 2 = des im Deckel fortgesetzten Gewebes der Columella; 3 = Aussen-; 4 = Innenplatte (215-f. Vergr.).

Fig. 4. Querschnitt aus dem Randteil eines „durchlüftenden Hügelchens"; die Oberfläche ist uneben, holperig; die Zellen zeigen verschiedenartige Verdickungen (215-f. Vergr.).

Fig. 5. Querschnitt eines „durchlüftenden Hügelchens" mit dem Querschnitt einer Spaltöffnung, welche die Schnittfläche nicht knapp median getroffen hat; 1 = Epidermiszellen; 2 = Zellen des Schwammparenchyms; 3 = innere Athemhöhle (320-f. Vergr.).

Fig. 6. Oberflächenansicht der Spaltöffnung; *u* = gegen die Urne, *s* = gegen die Seta liegender Teil (320-f. Vergr.).

Fig. 7. Habitusbild einer ganz reifen, im Alcohol conservierten Kapsel, im Wasser; das Peristom biegt sich gewölbartig zusammen, am Halsteil sind Knoten ersichtlich (16-f. Vergr.).

Fig. 8. Habitusbild einer gedeckelten reifen Kapsel, im Wasser (16-f. Vergr.).

STUDIES IN THE GERMINATION OF THREE INDIAN PLANTS.

BY

H. M. CHIBBER M. A.,
Professor of Botany, Gujarat College Ahmedabad India.

With Plate VIII.

BARRINGTONIA ACUTANGULA *Gaertn.*

(References: — T. Cooke, Flora of the Presidency of Bombay I, 496; W. A. Talbot, Forest Flora of the Bombay Presidency and Sind II, 47; Vernacular names — Tivar, Samudraphal.)

Barringtonia acutangula Gaertn. occurs in swampy places throughout India. The tree is is of some economic importance. The leaves and fruit are used in native medicine. The wood according to Talbot is used for boat building, well-work, carts etc., and it would make good furniture; it turns black when buried in the mud. The plant occurs in swampy places whether inland or littoral. Excepting Sind, it is recorded from such habitats from all parts of the Bombay Presidency.

Cooke mentions it 25—50 ft high. I have however never found it to exceed a middle sized tree. The branches are as a rule low enough to be reached by a man from the ground, and the crown is rather spreading than erect and elongate. The pendant long scarlet racemes which surround the crown form a beautiful sight.

The fruit is a fibrous brown nut looking like a diminutive dry date. Four ridges, sometimes three, are seen to run along its length from base to apex. They commence imperceptibly at the base and terminate at the apex into four (or three)

prominent rounded soulders. It contains a single spinale shaped seed. The embryo completely fills it, there being no albumen. It is an undifferentiated spindle-shaped mass of living cells full of starch. The usual diferentiation of a dicotyl embryo does not occur in this case. On germination one end, viz: that nearest the style, develops into the primary root while the other, viz that nearest the pedicel, develops into the primary shoot. The seed never leaves the shell (pericarp). The primary root has a quicker growth in length than the shoot. Under natural conditions the seeds germinate soon after the fruits have dropped on attaining maturity. The accompanying photograph represents two self sown seedlings collected by me last February at Dehri in Thana District, within a few yards from the open sea.

TRAPA BISPINOSA *L.*

(References — COOKE, F. B. P., I. 518; vernacular name — Shingada; Anglo-vernicular name — waterchestnut).

Trapa bispinosa is stated by Dr. T. COOKE to occur in tanks throughout the Presidency. I have not however seen it in any tanks far away from habitation. The specimens in the herbarium of the Economic Botanist Bombay Presidency, Poona, all seem to have been collected from cultivated plants.

The waterchestnut bears a nut generally provided with a pair of lateral spines. The plant is a floating aquatic. The nuts mature about Christmas time and in detachment sink to the bottom of the tank. The lateral spines, when present, are provided with fine backwardly directed bristles. These help to secure the seed to one place at the muddy bottom of the tank. They rest there for about three months, after which they put forth the radicle through a beak like structure which was surmounted by the style, in the flower. The radicle is thus superior in direction. It also grows upwards i. e. is negatively geotropic. [When the radicle has attained the length of about a couple of inches a little projection reveals itself on its course close to the beak. This is one of the cotyledons. It

is about a quarter of an inch in length and scaly rather than fleshy. The plumule is lodged at the same level as this cotyledon. Further elongation of a cylindrical structure removes the cotyledon and plumule from the proximity to the beak. It attains a maximum length of about nine inches. It is grooved lengthwise on the side which is in a line with the insertion of the scaly cotyledon. This grooved structure is in fact a petiole, belonging to the other cotyledon. This cotyledon forms the bulk of the contents of the seed. It exactly fits into and fills up the seed cavity. The seed has only one soft brown cover viz. the testa. The other coat, tegmen, is absent. The bulky cotoledon never leaves the seedcoat nor the shell (pericarp). It supplies material for the growth of the plant until its apex nears the waterlevel and develops chlorophyl within its leaves. This process of absorption from the reserve material within the seed extends over two or three months.

The main root and hypocotyl cannot be distinguished from each other at any stage. The whole length from insertion of the cotyledons to the tip of the radicle bears lateral non-branching negotively geotropic roots. Their orientation is peculiar in that they cover only one side of the main root. The main root does not elongate more than a couple of inches. By the time it has developed sideroots there appear several adventitious roots at the level of the insertion of the cotyledons. These are also, like the other roots, negatively geotropic. They may be simple or sparingly branching. They are threadlike and white or blue in colour. Besides, there also appears a smaller number (generally four) of the pectinate bodies from the same level.

The leaves on the primary shoot are ribbonlike at first. Subsequent leaves are spatulate. They do not bear any float. The floats do not appear until the plant reaches the water-surface, which may involve growth of over ten feet in length.

The plate illustrates two seedlings of a spineless variety from the Central Provinces which were grown at the Ganeshkhind Botanical Gardens, Kirkee, for scientific study.

CRINUM, *spp.*

(Reference — COOKE F. B. P., II, 748).

Crinums are members of a plant, community of Monocotyledons occupying wet places like banks of rivers and margins of tanks. Unlike the preceding plant, *Trapa bispinosa*, they do not grow under ten feet of water. They are in fact terrestrial and not aquatic. Yet the seeds are adapted to germinate in water however deep it may be.

The seeds are formed in a capsule and released on the latter rupturing itself, which it does irregularly. On release they either drop on the land or into water which is always close by. The seed is an irregularly shaped rounded mass. The testa is thick, albumen is copious and embryo minute. Should the seed fall into water it does not sink, as the *Trapa* does. It is, from the beginning of the process of germination to the end of it, much lighter than water. It floats on the water surface, and may be carried by the water far away from the place of its origin. The seed in the floating position puts forth the radicle, which resembles the same in *Trapa*, but it grows downwards, unlike the latter in which it grew directly upwards. The radicle is not exposed from the beginning. It is at first ensheathed within the single cotyledon. The other end of the cotyledon is embedded in the interior of the albumen. The elongation of the cotyledon outside the seed carries with it the embryonic bud or plumule which, like the radicle, is at first embedded within the cotyledon. Before however this cotyledon has attained a length of about a couple of inches the radicle and its lateral roots burst forth through the free tip of the cotyledon-sheath and young leaves are shot out from near the middle of the same sheath. The tip of the sheath does not leave the seed, even when it has exhausted the store of reserve materials within it. The roots soon after their appearance penetrate the soft mud if the seed lies alongside the border of water, which it generally does as a result of the action of wind. Within a month from the beginning of

process of germination, the seedling assumes the characteristic form of a bulb. The accompanying figures are drawn from specimens grown at the Empress Gardens Poona.

Remarks on the facts narrated above regarding seed structure and germination in *Trapa* and *Crinum*.

The germination of *Trapa* has such a close resemblance to the same process in *Crinum* that, it may be regarded as a case of convergence of a dicotyl to the monocotyl-type. A process analogous to that in *Crinum* has been observed in a number of other monocotyls, e. g. "sedges and rushes, irises, snowdrops, narcissus, aloes, butcher's broom, bananas, palms" [1]), which all at any rate begin life in marshy surroundings. Structurally two seeds could not differ more than these two do. The one has two cotyledons the other one only. The one is exalbuminous, the other has a copious quantity of albumen. Again, the pericarps of the two differ. *Trapa* does not liberate its seed; in *Crinum* we get a capsule, which ruptures. Yet in the process of germination all these differences are got over. The testa in *Crinum* is as impervious to water as the endocarp is in *Trapa*. The albumen in *Crinum* gives up its store of nutriants to the embryo, just as well as the fleshy cotyledon does in *Trapa*. Though *Trapa* has two cotyledons only one is functional and the other is reduced to a vestige, of only morphological value, without any functional importance.

Regarding differences between the two there are two calling for observation; one of specific gravity and the other of geotropism. Both are distinctly correlated with the differences between the ultimate habitats of the two plants.

---

1) The Natural History of Plants by Kerner and Oliver P. 1, 604.

SUR LA FISSURE MÉDIANE DE LA GAÎNE FOLIAIRE DE QUELQUES PALMIERS.

PAR

J. C. SCHOUTE.

(Avec planches IX—XI).

Pendant mon séjour à Buitenzorg en 1903 je fus frappé par une particularité des gaînes foliaires de quelques *Latania* spp., qui consistait en une fissure médiane du côté dorsal de toutes les gaînes foliaires, sans aucune exception. La partie inférieure du pétiole était déjà divisée en deux parties par une fente médiane; les deux côtés de la gaîne se séparaient largement l'un de l'autre et ce n'était que près de l'insertion de la gaîne que les deux moitiés se joignaient en s'élargissant, de sorte que l'insertion foliaire redevenait embrassante. Les planches I et II de mon article sur la croissance en épaisseur des Palmiers [1]) montrent clairement ce phénomène chez le *Latania Loddigesii*; la planche IX du présent article fait voir la partie inférieure d'une gaîne foliaire de la même espèce. Nous y remarquons que chaque moitié de la gaîne se compose d'une partie inférieure et large et d'une partie supérieure et étroite; ces deux parties s'unissent de telle manière que leurs bords forment, du côté de la ligne médiane de la feuille, un angle à peu près droit. La fente elle-même est par conséquent une ouverture à peu près rhomboïdale, dont les deux côtés supéri-

1) Über das Dickenwachstum der Palmen, Annales de Buitenzorg, Vol. 26, 1912.

eurs sont les plus longs, les inférieurs beaucoup plus courts.

La gaîne, figurée sur notre planche IX, semble n'être que demi-embrassante; cette apparence ne trouve cependant sa cause que dans le procès de dessèchement, qui a déformé la gaîne.

La fissure ci-mentionnée ne semble pas encore être indiquée par les auteurs. Tout ce que j'en ai pu trouver, ce sont des gaînes fendues, figurées sur les tables de quelques grands ouvrages sur les Palmiers: Martius donne dans son oeuvre magistrale Historia naturalis Palmarum [1]) les dessins de deux espèces, *Latania Commersonii* Gmel. (Tab. 154) et *Thrinax multiflora* Mart. (Tab. 163), où nous reconnaissons très nettement les gaînes fendues.

Dans le texte, le phénomène n'est nulle part mentionné, quoique les descriptions des gaînes sont parfois très minutieuses chez Martius [2]).

D'une manière identique nous trouvons chez Drude [3]) une planche de l'*Acanthorrhiza Warszewiczii* H. Wendl. avec des gaînes fendues [4]); la description [5]) ne contient rien sur ce sujet.

Les autres auteurs non plus ne mentionnent une pareille fente pour autant que je sache. Même Wendland, qui a publié jadis une clef dichotomique [6]) pour trouver les noms des jeunes palmiers à feuilles palmées d'après les caractères de la feuille, n'en dit mot, ce qui est d'autant plus remarquable, que cette fente constitue un bon caractéristique pour déterminer quelques espèces. Toutes les espèces du genre *Latania* par exemple ont des gaînes fendues, tandis que les *Livistona*, qu'on confond tant de fois avec les *Latania*, n'ont jamais rien de pareil.

---

1) C. F. Ph. de Martius. Historia naturalis Palmarum. Opus tripartitum cuius volumen primum palmas generatim tractat etc. etc.. München 1823—1850.

2) Dans le T. III, p. 222, se trouve sur le *Lodoicea Sechellarum* Labill: „vagina ampla, tandem longitudinaliter findenda, amplexicaulis''. Il n'a cependant pas été indiqué si la fente se trouve du côté ventral ou dorsal.

3) dans: Martii Flora Brasiliensis, Vol. III, Pars. II, 1882.

4) l. c. Tab. 132.

5) l. c. p. 553.

6) Herm. Wendland. Die habituellen Merkmale der Palmen mit fächerförmigem Blatt, der sogenannten Sabalartigen Palmen. Bot. Zg., 1879, 37, Sp. 145.

Probablement, les systématiciens n'ont, jusqu'ici, prêté aucune attention à la dite particularité parce que le nombre des bons caractéristiques des feuilles des Palmiers est déjà si grand, qu'on n'a pas grand besoin d'autres encore. Je n'aurais donc pas choisi cette fissure comme sujet d'un article spécial, si ce phénomène n'était pas remarquable à d'autres points de vue.

Avant de décrire le développement de la fissure et l'utilité qu'elle peut avoir pour la plante, je tâcherai d'abord de signaler la distribution du phénomène dans la famille des Palmiers.

Le meilleur endroit du monde pour étudier cette distribution eût été sans doute le Jardin botanique de Buitenzorg; mais comme je n'y ai pas fait d'observations spéciales, sauf quelques notices faites au hasard, j'ai complété mes observations dans quelques jardins botaniques en Europe.

Nous constaterons donc d'abord, que les palmiers à feuilles pennées ne m'ont jamais montré une pareille fente dorsale, et que le phénomène reste vraisemblablement restreint aux seuls palmiers à feuilles palmées. Or, les palmiers à feuilles palmées se trouvent dans trois des tribus des palmiers, notamment dans les *Sabaleae* de la sous-famille des *Coryphinae*, les *Borassinae*, tribu unique de la sous-famille des *Borasseae* et dans les *Mauritieae* de la sous-famille des *Lepidocaryinae*. Examinons ces trois tribus l'une après l'autre.

Tribu *Sabaleae.*

Espèces avec fente dorsale médiane de la gaîne foliaire:

Acanthorrhiza aculeata Wendl. (Buitenzorg, Jardins botaniques de Groningue et d'Utrecht).

A. Warscewiczii H. Wendl. (Dessin de Wendland mentionné ci-dessus).

Thrinax multiflora Mart. (Dessin de Martius).

T. parviflora Swarts (Kew).

T. radiata Lodd. (Amsterdam et Utrecht).

Corypha Gebanga Blume (Buitenzorg).

Washingtonia filifera H. Wendl. (Amsterdam, Groningue et Utrecht).
Sabal Blackburnianum Glazebrook (Kew).
S. Ghiesbrechti v. Houtt. (Buitenzorg).
S. glaucescens Lodd. (Buitenzorg).

Par contre, les fentes font défaut chez toutes les nombreuses espèces examinées des genres *Phoenix* et *Livistona*, chez les espèces de *Chamaerops*, chez le *Trachycarpus excelsa* H. Wendl. et le *Rhapis flabelliformis* l'Hérit.

Tribu *Borasseae.*

Espèces avec fente dorsale médiane de la gaîne foliaire:

Bismarckia nobilis Hildebr. (Kew).
Hyphaene (thebaica?) (décrite plus bas).
Latania aurea Duncan (Buitenzorg).
L. Commersonii Gmel. (Buitenzorg).
L. Loddigesii Mart. (Buitenzorg).
L. Verschaffelti L. (Kew).
Lodoicea Callipyge Comm. (Buitenzorg).

Par contre, les fentes font défaut, d'après une photographie prise par moi dans le Jardin botanique de Buitenzorg, chez le *Pholidocarpus Ihur* Blume.

Tribu *Mauritieae.*

D'après les figures dans Martii Historia naturalis Palmarum (Tab. 38, 41, 44, 45) et dans Engler und Prantl., Die natürlichen Pflanzenfamilien (II, 3, p. 42) la fente des gaînes manque dans les deux seuls genres *Mauritia* et *Lepidocaryum.*

Cette distribution remarquable nous fait déjà entrevoir qu'il ne s'agit pas d'une fissure accidentelle, causée par des circonstances extérieures, dans un corps bâti d'une manière insuffisante au point de vue de la construction mécanique, mais bien d'un détail de construction normale, qui a probablement son

utilité pour la plante. Cette probabilité s'accroît encore quand nous remarquons, que chez toutes les plantes qui ne montrent pas une pareille fissure, la partie inférieure de la gaîne est précisement la plus forte et la plus épaisse à l'endroit où la fente devrait se faire, c'est à dire dans la partie médiane et inférieure de la gaîne. Une construction mécanique insuffisante est donc très improbable en cet endroit.

L'occasion d'étudier l'origine de la fissure me fut fournie par les matériaux *d'Hyphaene*, que j'avais reçus par les bons soins de M. le Prof. A. Blandenier à Alexandrie; ces matériaux avaient servi à l'étude du mode de ramification de ces palmiers [1]). Or, j'avais reçu, outre deux pièces de ramification, deux extrémités de branches, qui contenaient chacune des gaînes foliaires adultes et des gaînes à tous les états de leur développement. Ces deux pièces se prêtaient donc à merveille à l'étude de notre phénomène.

Les gaînes adultes montraient, tout comme chez les *Latania*, une fente rhomboïdale; la planche X nous en montre une à l'état desséché. On y remarquera la grande ressemblance aux conditions du *Latania*. Cette fente n'a cependant pas la même forme chez les jeunes gaînes; si d'une des extrémités de branches j'enlève successivement les gaînes l'une après l'autre, je vois que chez les feuilles plus jeunes la fente se rétrécit et qu'elle devient lancéolée au lieu de rhomboïdale. La planche XI nous montre une pareille pièce, dont on a enlevé quelques-unes des gaînes. A droite nous voyons la pièce du côté du pétiole coupé; la fente étroite est visible en dessous du pétiole; quelques fibres relient encore les bords de la fente. A gauche nous voyons l'autre côté; les deux bords de la gaîne, opposés au pétiole, s'unissent ici par le bas, de sorte que la gaîne est complète en bas. Dans les gaînes plus âgées ce n'est qu'à l'insertion que la gaîne est complète; ici la fente s'ouvre donc aussi de la même manière et les fibres qui relient la partie supéri-

---

1) Comp. J. C. Schoute, Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen II. Die Verästelung von Hyphaene. Recueil des trav. bot. néerl., Vol. 6, 1909, p. 211.

eure des bords de la fente nous font déjà soupçonner, que la gaîne a été complète aussi dans les régions plus hautes.

Nous avons donc affaire à deux fentes au lieu d'une; je désignerai ces deux fentes dans la suite comme fente dorsale et fente ventrale. La fente dorsale sera celle, qui nous intéresse ici, celle qui est située dans le plan médian en dessous du pétiole; la fente ventrale sera celle qui lui est opposée. Avec ces dénominations, je reste en accord avec la nomenclature de MARTIUS [1]) et aussi avec les termes, employés généralement: suture dorsale et ventrale des carpelles.

Quand j'ôte encore plus de gaînes à la pièce, je vois toujours la fente dorsale s'amincir et se raccourcir, et ensuite disparaître complètement; la fente ventrale se trouve toujours plus en haut et se ferme enfin aussi. Et quand on regarde un peu plus attentivement, on peut s'assurer facilement que les deux fentes se développent passivement par des forces qui ont leur origine dans la croissance en épaisseur des feuilles plus jeunes, enveloppées par les gaînes.

Les jeunes feuilles qui, en s'allongant, glissent dans les gaînes enveloppantes des feuilles plus âgées et qui continuent longtemps à croître en épaisseur, développent une grande force dilatatrice dans les gaînes plus âgées, force dont il est facile de reconnaître l'existence par les observations suivantes. Aussitôt que la fente dorsale et la fente ventrale se sont établies et qu'une mince cavité libre s'est donc formée, nous voyons que les deux fentes se dessinent nettement sur les surfaces des deux gaînes touchantes, preuve directe des pressions aux-

---

1) La description des gaînes foliaires des palmiers en général, qui témoigne de connaissances très vastes, est donnée par MARTIUS comme suit (l. c. I, p. 99): „Ita est vagina modo cylindrus circumcirca clausus, modo conus, basi deorsum vergente aut sursum, hic in ventrali latere magis minusve alte incisa, illic in obliquum obtruncata, nunc ubique pari textura, nunc sursum et marginem versus soluta in singulare illud rete fibrosum, *fibrillitium* s. *reticulum* Link. atque pro materie sua aut tota aut partim alias membranacea, papyracea, pannuiformis, coriacea, lignosa, alias dissoluta in fibras fibrillitii et stuppea".

Plus clairement encore la désignation du côté dorsal se voit dans la déscription suivante de *Brahea dulcis* (l. c. III, p. 244): „Vagina amplectens parte ventrali dissoluta est in opus decussato-reticulatum cinnamomei coloris, parte dorsali lignescente abit in petiolum".

quelles les gaînes sont soumises. Et quand les fentes s'allongent vers le bas, nous voyons de nouveau s'élargir ces impressions sur les gaînes touchantes. Sur la planche XI nous ne pouvons reconnaître ces impressions que faiblement; pour faire ressortir plus clairement ce qu'il faut voir, j'en ai indiqué les contours dans la fig. 1. A droite on voit la fente dorsale, accompagnée à son bord droit de l'impression de la fente ventrale de la gaîne précédente; à gauche on voit la fente ventrale, accompagnée à son bord droit de l'impression de la fente dorsale. Juste en dessous de cette dernière impression on voit le bourgeon axillaire de la feuille précédente; celle-ci doit naturellement être placée dans la ligne médiane sous la fente dorsale.

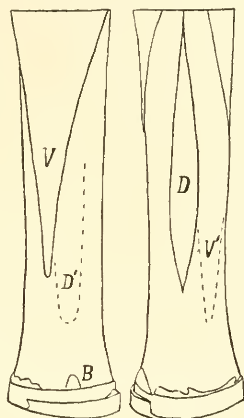


Fig. 1. Branche d'*Hyphaene*, figuré sur la planche XI. V fente ventrale, D fente dorsale, V' et D' impressions des fentes de la feuille précédente, dont B le bourgeon axillaire.

Nous sommes donc arrivés à la conclusion que les gaînes foliaires cèdent en deux endroits aux forces, agissant du dedans; nous arrivons maintenant à la question pourquoi les gaînes cèdent toujours là et non ailleurs. La figure 2 nous donne déjà en quelque sorte la réponse. Dans cette figure une coupe transversale d'une des jeunes gaînes supérieures est dessinée en grandeur naturelle. La gaîne était encore toute fermée; les deux disjonctions dans la figure sont dues à des ruptures de la coupe. Nous y voyons pourtant deux autres points, désignés par D et V, où la gaîne est beaucoup plus mince; c'est là que se trouvent les endroits des fentes futures. Ces mêmes endroits ont été dessinés sur une échelle de 11 : 1 dans les figures 3 et 4; dans ces figures, les faisceaux fibrovasculaires et les faisceaux sclérenchymateux sont tous indiqués et le scléren-

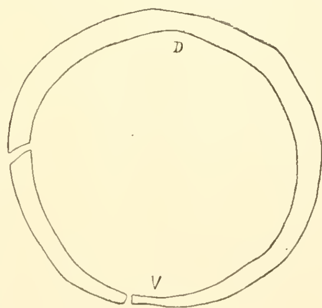


Fig. 2. Coupe transversale d'une jeune gaîne foliaire d'*Hyphaene*. D suture dorsale, V suture ventrale. Gr. nat.

chyme y a été reproduit en noir. Quelques-uns des faisceaux sclérenchymateux qui avaient une direction oblique sont représentés par des hachures. La fig. 3 représente l'endroit de la future fente ventrale; j'appellerai cet endroit la suture ventrale. Nous y voyons que les faisceaux fibrovasculaires, qui, ailleurs dans

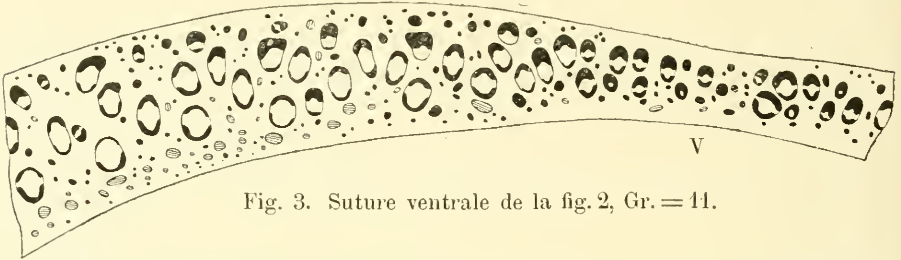


Fig. 3. Suture ventrale de la fig. 2, Gr. = 11.

la gaîne, forment quelques rangées, sont devenus rares dans la suture, et qu'ils font même défaut en quelques endroits. Il est maintenant très curieux que nous voyons une chose analogue dans la figure 4. Le nombre des rangées des grands faisceaux fibrovasculaires est là de quatre ou de cinq; dans le morceau dessiné (fig. 4), ce nombre a déjà diminué un peu.

Au milieu de la suture dorsale, nous voyons même, qu'il n'y est plus resté que deux rangées de grands faisceaux. Une telle diminution du système fibrovasculaire dans le plan médian d'une gaîne, où nous trouvons d'ordinaire la nervure principale, est sans doute un phénomène très remarquable; c'est pourquoi j'ai étudié la chose d'un peu plus près chez une des gaînes plus âgées. La gaîne dont étaient prises les coupes des fig. 2—4, n'était pas encore adulte; elle n'avait encore que 25 cm. de longueur, tandis que les gaînes adultes en ont au moins 40. J'ai donc pris de l'autre extrémité de branche la feuille la plus âgée dont la gaîne n'était pas encore fendue; de cette feuille j'ai examiné la suture dorsale dans toute sa longueur et j'ai trouvé alors, que les propriétés des tissus de la suture changeaient assez sensiblement avec la hauteur.

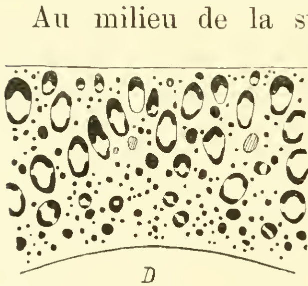


Fig. 4. Suture dorsale de fig. 2, Gr. = 11.

Notre fig. 5 reproduit les dessins d'après six coupes de cette

suture dorsale, au même degrée d'agrandissement. Contrairement aux figures 3—4, les faisceaux sclérenchymateux ne sont pas représentés; les faisceaux fibrovasculaires seuls ont été indiqués. Le sclérenchyme des faisceaux fibrovasculaires est de nouveau indiqué en noir.

La ligne M.M. indique dans toutes les coupes la ligne médiane; les coupes ont été faites à des hauteurs de 1, 5, 11, 22, 32 et 40 cm. au-dessus de l'insertion de la gaîne.

La première coupe (dans la figure celle d'en haut, dans la gaîne la plus basse) ne nous montre dans la suture presque aucune diminution du nombre des faisceaux; la fente dorsale n'atteindra vraisemblablement plus ces régions si basses. La deuxième coupe, à 5 cm. de hauteur, a déjà une différence plus marquée entre la suture et le reste de la gaîne. Dans la suture même, nous ne trouvons qu'environ trois rangées de grands faisceaux, plus loin au contraire nous en trouvons quatre ou cinq. Dans la troisième et la quatrième coupe, à 11 et à 22 cm., la différence s'accentue encore: deux au trois rangées ou lieu de quatre dans la troisième coupe, deux au lieu de quatre ou cinq dans la quatrième.

Dans la cinquième coupe, à 32 cm., la différence atteint son maximum; nous trouvons ici dans la suture du côté intérieur une partie à peu près triangulaire, qui possède beaucoup moins de faisceaux que les autres parties; le nombre des rangées de faisceaux est ici de trois au lieu de sept.

La coupe la plus haute, celle de 40 cm., a, elle aussi, une suture très marquée; surtout l'arrangement des faisceaux est remarquable ici. Les faisceaux sont arrangés en quelque sorte en demi-cercle autour de la partie anomale de la suture.

Ce n'est pourtant pas seulement le nombre et l'arrangement des faisceaux, qui distingue la suture des autres parties de la gaîne, ce sont aussi les faisceaux eux-mêmes qui sont différents, notamment dans les cordons sclérenchymateux.

Le sclérenchyme des faisceaux fibrovasculaires de la première coupe avait encore des parois tout à fait minces et molles, ce qui était en accord avec la circonstance que les vaisseaux du

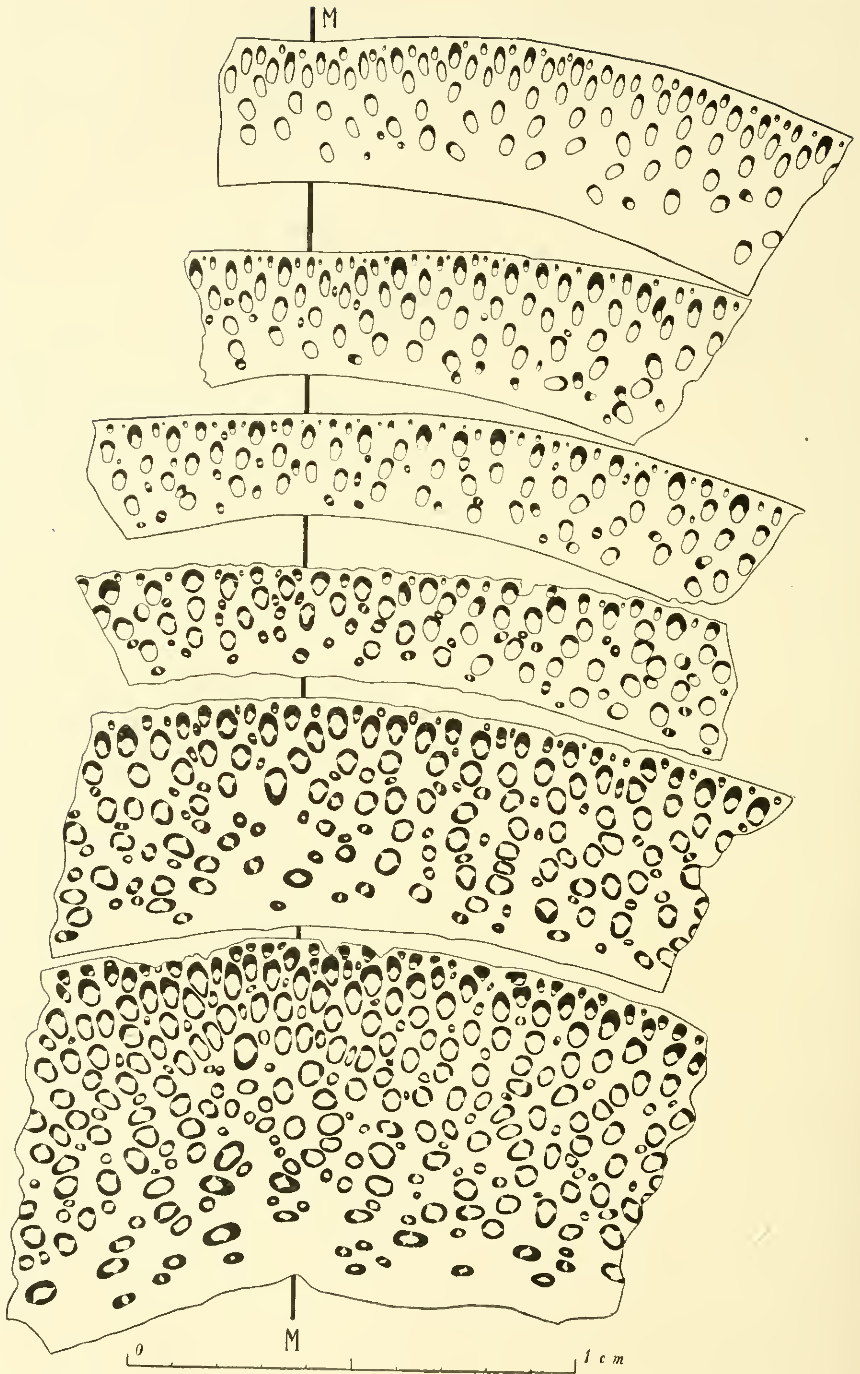


Fig. 5. Six coupes transversales de la suture d'une gaîne d'*Hyphaene*; Gr. = 6. M M ligne Médiane.

métaxylème ne s'étaient pas non plus différenciés encore[1]. La gaîne foliaire était à cette hauteur encore parfaitement molle et facile à trancher; probablement la croissance en longueur n'était pas encore tout à fait finie ici. Tous les faisceaux fibro-vasculaires avaient deux cordons sclérenchymateux, l'un intérieur et l'autre extérieur. Dans la figure, les cordons extérieurs seuls sont indiqués, parce que les cordons intérieurs, qui se joignaient au parenchyme du xylème, n'étaient pas assez nettement marqués pour pouvoir être dessinés au degré de grossissement choisi. Dans toutes les coupes ultérieures, toutes les parties du métaxylème s'étaient différenciées; ce n'était pourtant que dans la cinquième coupe que les cordons intérieurs étaient assez nettement visibles pour pouvoir être facilement dessinés.

Ce qui était très saillant, c'était que, dans la suture, les cordons intérieurs se différenciaient plus tôt qu'ailleurs, de sorte que, dans la quatrième coupe, les cordons intérieurs de la suture sont indiqués dans la figure; à côté de la suture il n'était pas encore possible de dessiner ces cordons. A un degré de grossissement plus fort (les figures ont été faites avec Zeiss $a^3 + 1$) la même différence se montrait dans la deuxième et la troisième coupe.

A la différenciation précoce se joignait une autre différence; parmi les faisceaux de la suture des deux coupes supérieures il y en a plusieurs, dont les deux cordons sclérenchymateux se sont unis en une gaîne sclérenchymateuse complète. Cette disposition, qui peut sembler au premier abord peu signifiante, devient très remarquable quand nous nous rappelons que les deux bandes latérales de parenchyme, qui opèrent la jonction entre le faisceau libéroligneux et le parenchyme enveloppant, a une signification importante pour l'échange de substances. Schwendener dit à propos de ces bandes: „Das sind die Stellen, die ich gelegentlich schon oben als „Zugänge" bezeichnet habe, weil hier offenbar das Einströmen gelöster Assimilationsproducte aus dem umgebenden Gewebe in die leitenden Zellen des Mestoms, even-

---

1) Comp. J. C. Schoute. Über das Dickenwachstum der Palmen, l. c. p. 178.

tuell auch die umgekehrte Bewegung derselben, vor sich geht. Die Mestomstränge verhalten sich gleichsam wie bedeckte Drainirkanäle, in welche die wässerigen Lösungen aus dem umgebenden Medium eindringen, um hier weiter fortgeführt zu werden.... Und wie es scheint, können gerade die Bündel mit sehr starken Bastbelegen, wie z. B. diejenigen der Bambusen, diese Verkehrswege am wenigsten entbehren. Sie kommen hier ausnahmslos bei allen grösseren Bündeln vor" [1]).

Quand aux feuilles des Palmiers, nous trouvons chez Koop [2]) l'affirmation, que, d'après ses recherches, les „entrées" de Schwendener ne manquent jamais chez les faisceaux fibrovasculaires [3]).

Cette opinion est sans doute juste en général; dans les feuilles comme dans les troncs des palmiers les faisceaux ont tous des entrées; ce ne sont que les plus petits faisceaux, dont le cordon libéroligneux tend à disparaître, où la gaîne sclérenchymateuse peut être fermée. Dans les faisceaux, pourvus d'un cordon libéroligneux qui se compose de plus de deux ou de trois éléments, les entrées ne font jamais défaut sauf dans le cas signalé ici dans la suture dorsale de la gaîne; dans la cinquième et la sixième coupe de la fig. 5, nous voyons plusieurs grands et même très grands faisceaux avec une gaîne sclérenchymateuse complète. Chez ces faisceaux il n'y a donc probablement plus d'échange de substances avec le parenchyme enveloppant.

Or, le parenchyme, enveloppant ces faisceaux de la suture dorsale, ne pourra être utile aux faisceaux que pour peu de temps; aussitôt la fente formée, ce parenchyme desséchera et les fibres seront même en parti isolés du parenchyme.

Il est donc possible qu'il y ait un certain rapport entre la situation particulière et la différenciation particulière de ces faisceaux; s'il en était ainsi, ce serait une chose très curieuse.

La figure 5 nous montre encore, comme les figures 2 et 4,

---

1) S. Schwendener. Das mechanische Princip u. s. w.. Leipzig 1874, p. 107.

2) Hermann Koop. Anatomie des Palmenblattes mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort, Beihefte Bot. Centralbl., T 22, 1, 1907, p. 85.

2) l. c. p. 91.

que la suture dorsale peut s'annoncer déjà extérieurement par une plus faible épaisseur de la gaîne foliaire; ce n'est pourtant pas partout le cas. A ce point de vue une même gaîne est différente à différentes hauteurs et toutes les gaînes ne se ressemblent pas toujours sur ce point. La gaîne de la fig. 5 avait une suture dorsale, qui formait du côté extérieur un sillon, surtout en bas à quelques cm. au dessus de l'insertion; du côté intérieur ce sillon se trouvait tout en haut.

Nous avons donc vu que la fente dorsale d'*Hyphaene* est un phénomène normal, bien caractéristique, qui trouve sa cause en un arrangement topographique spécial des tissus; ce n'est point une rupture accidentelle, causée par des forces extérieures, qui peut avoir lieu à un endroit quelconque. Pour le contraste je veux rappeler ce qu'on peut observer chez les gaînes foliaires de l'*Oreodoxa,* où la gaîne reste fermée et verte durant que la feuille est vivante. Quand la feuille meurt, elle ne peut pas tomber sans que la gaîne se rompe; ceci ne se fait pas d'une manière régulière comme chez le *Latania*, mais il se forme plusieurs fentes l'une à côté de l'autre. La figure 6 reproduit une esquisse, que j'ai faite d'après nature à Buitenzorg.

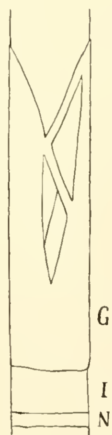


Fig. 6. Gaîne foliaire d'*Oreodoxa*. N noeud, I internode, G gaîne.

La question que je me suis posée dans ces recherches, a été celle-ci: quelle est la signification de notre phénomène pour la vie de la plante. Pour résoudre cette question, il faut d'abord étudier les conditions mécaniques dans les gaînes foliaires des palmiers. Malheureusement nous ne trouvons dans „Das mechanische Princip" de Schwendener aucun renseignement là-dessus; Schwendener dit [1]: „Die Befestigung der seitlichen Organe ist in der That eine Sache für sich, auf deren eingehende Betrachtung ich hier gänzlich verzichte". Et chez les autres auteurs la question ne se trouve pas non plus. Haberlandt ne parle dans son traité d'anatomie physiologique [2])

1) l. c. p. 138.

2) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie 4. Aufl., Leipzig, 1909.

que des conditions mécaniques dans les tiges dréssees et dans les limbes foliaires. Ces limbes foliaires ont été en outre étudiés par Koop [1]); les conditions mécaniques dans les gaînes n'ont pas encore été étudiées pour autant que je sache.

Or, pour connaître les forces agissant dans les gaînes, il faut connaître d'abord celle dans les pétioles. Nous considérerons en premier lieu l'action de la gravitation. Dans les feuilles étendus à peu près horizontalement, la pesanteur du limbe occasionnera dans le pétiole une compression du côté inférieur, une traction du côté supérieur; ces deux forces sont faciles à calculer. Si P dans la figure 7 réprésente un pétiole, fixé au tronc T, les forces agissant dans le plan aOb du pétiole sont trouvées de la manière suivante. Les parties de la feuille qui sont portées par les tissus de ce plan, auront un centre de gravité C, et un poids g.

Le poids g agissant en C peut être remplacé par la force g^1 agissant en C^1; la force g^1 cause en O une force égale Od, qui doit être contrebalancée par une force contraire Oc. Il en résulte donc un couple de forces g^1 et Oc, avec un bras du levier OC^1; pour équilibrer ce couple il en faut un autre avec un moment contraire.

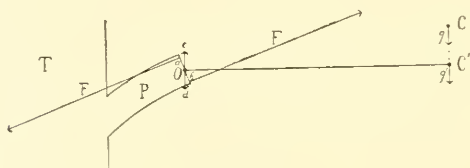


Fig. 7.

Ce nouveau couple s'établira dans les tissus mécaniques du pétiole situés généralement dans les couches périphériques du pétiole. Si nous mesurons la distance a b entre ces deux couches, nous pouvons dire que les forces F agissant dans a et b seront déterminées par l'équation $F = (g \times OC^1) : ab$.

Ces forces F peuvent donc devenir très grandes; elles deviennent plus grandes à mesure qu'on s'approche de la gaîne, parce que le bras du levier OC^1 et le poids g vont tous deux en s'accroissant à mesure qu'on descend le long du pétiole.

1) Koop, l. c.

La pesanteur n'est cependant pas la seule force qui agit sur les pétioles foliaires; il y en a encore d'autres, qui se comportent tout à fait comme la pesanteur, par exemple la pluie, et il y en a une encore qui agit dans une autre direction, c'est à dire le vent. Généralement le vent a une direction horizontale; en se jetant sur le côté de la feuille, il donne naissance à un couple de forces dans le pétiole, qui tend à étirer le côté exposé au vent et à compresser le côté opposé. Ces forces peuvent, elles aussi, devenir très grandes.

Nous voyons donc, qu'il y a des forces dans le pétiole qui s'accroissent à mesure que nous nous approchons de la gaîne; ces forces étirent le côté supérieur, compressent le côté inférieur et agissent sur les côtés latéraux tantôt par étirement, tantôt par compression. La forme des pétioles est sans doute en rapport avec les actions de ces forces; chez les Palmiers la surface intérieure du pétiole est presque toujours convexe, la surface supérieure au contraire concave à la base du pétiole, plane au sommet du pétiole [1]).

Cette uniformité des pétioles est même si saillante, que Martius écrit là-dessus: „In petiolo eam habemus palmae partem, in qua nos minimae diversitates et proprietates offendunt" [2]).

Or, une des fonctions de la gaîne foliaire est sans aucun doute celle d'unir le pétiole au tronc de telle manière, qu'il en resulte une résistance suffisante contre les forces qui se transplantent du pétiole dans la gaîne. La solution commune de ce problème revient à un épaississement de la gaîne du côté du pétiole; en cet endroit la gaîne est de consistence ligneuse. Cette partie épaissie supporte alors la pression du côté inférieur du pétiole, tandis que les autres parties de la gaîne peuvent résister à la traction du côté supérieur. „Petiolus basin versus latior evadit, et pariter tenerior, ut loco insertionis ejus certus finis inter ipsum et vaginam discerni nequeat, quia partium harum altera

1) H. von Mohl, dans Martius, l. c. I, p. 20.
2) Martius, l. c. I, p. 99.

in alteram immediate transit, in eoque solo discrimen cognoscitur, quod membrana, e qua basis petioli et vagina constat, eo loco, qui petiolo respondet, crassior est majoremque fasciculorum lignosorum multitudinem continet, quam in reliquo tractu".

C'est en ces termes que VON MOHL [1]), de sa manière claire et concise, décrit à merveille les conditions communes.

Pourtant nos gaînes à fentes dorsales ne répondent décidemment pas à cette description; aussi fidèlement le *Chamaerops* la confirme, aussi peu elle est applicable au *Latania* ou à l'*Hyphaene*. Dans la figure 8, j'ai réuni quelques dessins schématiques, qui peuvent élucider les conditions des gaînes à fente dorsale. Dans les huit esquisses, le cercle représente toujours la section transversale du tronc; nous voyons en outre la section transversale de la feuille. Dans 1—4, c'est la gaîne qui est supposée être coupée, dans 5—8 c'est le pétiole à des hauteurs différentes. Dans 1, la gaîne est supposée être coupée immédiatement au dessus de l'insertion; nous remarquons dans la figure que la gaîne est ici à peu près de la même épaisseur tout autour du tronc; le côté dorsal sous le pétiole ne surpasse presque pas les autres côtés en épaisseur, condition tout à fait différente de celle des autres gaînes normales.

En 2 les deux fentes se sont établies; les deux moitiés de la gaîne sont encore serrées contre le tronc. En 3 la fente dorsale est devenue très large; les deux moitiés de la gaîne se trouvent à peu près entièrement du côté ventral. En 4, qui représente une coupe prise encore plus en haut, les deux moitiés sont déjà en partie libres. Les esquisses 5—8 s'expliquent d'elles mêmes.

Si nous faisons maintenant attention aux actions des forces en 4—6, nous nous apercevons qu'il doit y avoir dans la gaîne et dans le pétiole les couples de forces suivants. Le poids des parties d'en haut cause une traction dans les parties des deux moitiés contiguës à la fente ventrale, et une pression dans les parties qui sont contiguës à la fente dorsale. Le moment de

1) Dans MARTIUS, l. c. I, p. 21.

ce couple de forces dépend, comme nous avons vu, du poids et de la situation du centre de gravité des parties supérieures de la feuille; l'intensité de la traction et de la pression ne dépend donc que du bras du levier du couple de forces. Or, la figure 8 nous montre clairement, que ce bras du levier est ici, dans les parties inférieures du pétiole, au moins aussi grand, en général même un peu plus grand que chez une base de petiole non-fendue formée avec une quantité aussi grande de matière; la résistance à cette hauteur n'a donc pas diminué par la fissure, elle a plutôt augmenté quelque peu. Quant aux forces, causées par le vent qui vient de côté, il va de soi qui le bras du levier de ce couple est devenu beaucoup plus grand et que, par conséquent, la résistance s'est considérablement accrue.

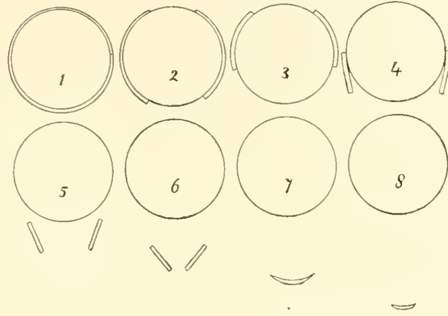


Fig. 8.

Comment ces actions de forces se transplantent-elles dans les parties inférieures de la gaîne, qui sont représentées dans les esquisses 1—3? Les tractions se feront sentir dans les parties le long de la fente ventrale et se repandront à l'insertion sur le côté ventral de l'insertion; les compressions se trouveront le long de la fente ventrale et elles se répandront du côté dorsal en empiétant aussi un peu sur le côté ventral.

Nous voyons donc que la fente n'a causé aucune détérioration de la qualité mécanique. Nous remarquons au contraire une amélioration à deux points de vue, car nous trouvons que la plus grande largeur horizontale de la base du pétiole assure une plus grande résistance contre le vent et, en outre, que l'insertion embrassante qui est commune à toutes les feuilles des Palmiers, est utilisée d'une meilleure manière pour l'attachement des feuilles.

On pourrait croire encore que la pression, ayant toute sa

force à la hauteur de l'insertion, et agissant sur une lame assez large et mince, formerait un point faible de la construction; on ne doit cependant pas oublier que les gaînes des feuilles s'engaînent toutes très étroitement, et que la possibilité de ployer ou de fléchir sous la pression n'existe donc que pour les gaînes extérieures.

Nous avons donc jusqu'ici pu démontrer que la fente des gaînes n'est pas nuisible et peut même être en quelque sorte utile à la résistance.

S'il en est ainsi, la question se pose naturellement, si ce phenomène n'a pas à quelque autre point de vue ses avantages incontestables pour la plante. La plupart des propriétés des plantes étant certainement utiles à la plante, il ne serait pas étonnant que la fente dorsale des gaînes se joignît sous ce rapport à la majorité.

En effet je crois — et j'espère pouvoir démontrer — que c'est ici le cas, et que nous pouvons considérer la fissure dorsale avant tout comme un phénomène d'adaptation à la croissance en épaisseur du tronc. La croissance en épaisseur primaire qui est déjà de longue durée, peut être suivie par une croissance secondaire précoce [1]), qui trouve lieu dans les parties du tronc, qui sont encore revêtues des gaînes. Or, quand le tronc continue à croître en épaisseur sous les gaînes, la base des gaînes doit suivre cet accroissement sous peine d'être déchirée. Et si nous avons le cas très commun où la feuille fonctionne déjà quand le tronc croît encore, la gaîne doit, tout en croissant, répondre à toutes les exigences mécaniques. C'est là une difficulté, qui peut être surmontée par la formation de la fente dorsale. Car, j'espère démontrer que la fente rend possible que les parties supérieures et moyennes de la gaîne cessent de croître, tandis que l'insertion de la gaîne et le tronc continuent encore longtemps à s'épaissir.

Pour établir que les parties moyennes ne croissent plus dès la formation des deux fentes, il suffit de donner les chiffres suivants.

---

1) Comp. J. C. Schoute, Über das Dickenwachstum der Palmen, l. c. p. 176.

Pour les obtenir, la deuxième extrémité de branche a été débarrassée de ses gaînes l'une après l'autre, tandis que chaque fois la gaîne qui venaît d'être mise à découvert, a été mesurée en deux endroits. A l'insertion, c'est seulement la circonférence qui a été mesurée ; à une hauteur de 11 cm., ce sont la circonférence, la largeur de la fente dorsale et celle de la fente ventrale. La circonférence, soustraction faite des largeurs des deux fentes, nous donne la largeur des tissus de la gaîne à la hauteur de 11 cm. De cette manière j'ai mesuré huit feuilles ; elles ont été numérotées de bas en haut.

Feuille	Circonférence de l'insertion, en cm.	Mesures prises à 11 cm. de hauteur, en cm.			
		Circonférence	Fente dorsale	Fente ventrale	Largeur des tissus
1	$38\frac{1}{2}$	$28\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$21\frac{1}{2}$
2	36	$26\frac{1}{2}$	2	4	$20\frac{1}{2}$
3	34	25	2	$2\frac{1}{2}$	$20\frac{1}{2}$
4	$31\frac{1}{2}$	24	$1\frac{1}{2}$	1	$21\frac{1}{2}$
5	30	22	1	1	20
6	25	21	—	—	21
7	21	19	—	—	19
8		$17\frac{1}{2}$	—	—	$17\frac{1}{2}$

Nous voyons donc que les feuilles plus âgées, qui fonctionnent déjà toutes, et dont les gaînes ne croissent plus en longueur, croissent toujours à l'insertion des gaînes. La huitième feuille était la première qui n'avait pas de fente du tout ; dans la sixième et la septième les fentes s'étaient déjà formées à des hauteurs au dessus de onze centimètres.

La huitième feuille était celle, dont la suture dorsale est figurée en six endroits dans la figure 5. Cette feuille avait, comme nous avons vu plus haut, déjà presque tout à fait achevé sa croissance en longueur. Nous n'avons donc pas à craindre que les parties des différentes gaînes à 11 cm. de

hauteur ne soient pas parfaitement comparables. Or, de la constatation que les feuilles 1—6 ont toutes une largeur des tissus de 20 à 21 cm. $^{1}/_{2}$, je peux conclure qu'à cette hauteur la gaîne ne croît plus en largeur, tandis que la base de la gaîne suit le développement en épaisseur du tronc. Les seules feuilles 7 et 8, qui n'ont pas encore de fentes à 11 cm., croissent encore à cette hauteur.

Tout cela est inévitablement nécessaire; chaque gaîne est d'abord un tuyau étroit, qui s'élargit peu à peu à mesure que les feuilles nouvelles se glissent dans sa cavité. A la fin, le tronc tout entier doit passer dans toute son épaisseur; la gaîne doit donc s'élargir continuellement, jusqu'à ce que les fentes soient formées et que l'élargissement puisse avoir lieu sans accroissement.

Naturellement, il a été nécessaire de contrôler l'accroissement de la base de la gaîne par l'examen anatomique; j'ai choisi pour cela les feuilles 2 et 6 de la table donnée. Des sections, pratiquées à 1 et à 11 cm. au-dessus de l'insertion dans les différentes parties de la circonférence, ont démontré ce qui suit. Les faisceaux fibrovasculaires ne prenaient aucune part à la croissance; les fibres sclérenchymateux avaient partout des sections polygonales ou arrondies. En outre les fibres et les vaisseaux étaient partout différenciés et donc incapables de croître. Ce n'était que dans la base de la feuille 6 que le sclérenchyme et le métaxylème n'étaient pas encore différenciés près de la fente ventrale; entre les deux fentes et près de la fente dorsale tous les éléments sclérenchymateux et xylémateux étaient différenciés. Si les cordons fibrovasculaires ne croissaient donc plus en épaisseur, la croissance devait seulement trouver lieu dans les épidermes et dans l'intervenium [1]). On pouvait donc s'attendre à une croissance des cellules des épidermes et de celles de l'intervenium, ce qui est confirmé par l'observation.

---

1) La désignation intervenium pour désigner le parenchyme de la feuille, établie par Lindley, a été mise en usage de nouveau par Moll (Handboek der plantbeschrijving, 2e druk, Groningen 1912).

Sections transversales		Feuille 2 (plus âgée)		Feuille 6 (plus jeune)	
		épiderme	intervenium	épiderme	intervenium
à 1 cm. de hauteur	près de la fente ventrale	10—20	—80	5—15	—40
	au milieu	10—25	—80	5—15	—50
	près de la fente dorsale	10—25	—70	8—15	—50
à 11 cm. de hauteur	près de la fente ventrale	10—15	—80	8—15	—80
	au milieu	10—15	—100	5—15	—100
	près de la fente dorsale	10—15	?	8—20	—130

La table ci-dessus nous indique en μ le diamètre des cellules de l'épiderme supérieur, qui est tourné vers le tronc, et de l'intervenium, dans les endroits mentionnés.

Tous les diamètres ont été mesurés dans la direction parallèle aux surfaces de la gaîne; la croissance doit donc se manifester dans ces mesures.

A la hauteur d'1 cm., nous remarquons en effet une différence assez grande; les cellules de l'épiderme de la feuille 2 sont environ une fois et demie plus grandes que celles de la feuille 6. Chez les cellules de l'intervenium, nous trouvons aussi un agrandissement chez la feuille 2; les plus grandes dimensions des cellules sont une fois et demie à deux fois plus grandes que dans la feuille 6. La conclusion, que cette différence est due à une croissance tardive, gagne encore en probabilité si nous ajoutons que les dimensions dans la direction perpendiculaire aux surfaces de la gaîne sont les mêmes dans les deux cas; l'épiderme avait partout une épaisseur d'environ 15 μ et les cellules de l'intervenium atteignaient, dans la direction indiquée, un diamètre de 40 ou 50 μ au plus. Elles avaient donc dans la feuille 2 une forme allongée dans le sens de la croissance.

Si nous regardons maintenant les mesures, prises à 11 cm. de hauteur, nous trouvons au contraire que les deux feuilles

sont ici à peu près égales. Du moins quant aux dimensions des cellules; il y a d'assez grandes différences dans le parenchyme au point de vue de degré de dureté et de conservation.

L'intervenium de la feuille 6 était tout à fait mou en bas, les cellules étaient arrondies et visiblement en bon état. En haut, les faisceaux étaient déjà plus durs, et çà et là dans l'intervenium se trouvaient des zones parallèles aux surfaces de la gaîne où les cellules étaient comprimées. Dans la base de la gaîne plus âgée, l'intervenium montrait déjà ces mêmes zones écrasées, tandis que plus haut, à 11 cm., les faisceaux étaient si durs et la compression et la désorganisation de l'intervenium avaient atteint une intensité telle, qu'il n'était presque plus possible d'obtenir des coupes.

L'examen anatomique a donc confirmé nos conclusions, obtenues par l'observation extérieure: à 11 cm., nous n'avons plus trouvé de traces d'une croissance continue, tandis qu'à l'insertion des gaînes il y avait clairement un accroissement assez considérable. D'après les observations extérieures, la croissance devait être de 25 cm. à 36 cm., c'est à dire d'environ 40 %; les chiffres, trouvés pour les dimensions des cellules, s'accordent assez bien avec une telle croissance.

Nous pouvons donc dire que la partie inférieure de la gaîne relie le tronc croissant et la partie supérieure de la gaîne qui ne croît plus et qui, par conséquent, peut être plus résistante. La partie inférieure de la gaîne, qui doit être moins résistante par sa croissance, est assez renforcée par les gaînes enveloppantes. Ces gaînes sont pressées fortement contre les gaînes intérieures par les forces de traction et rendent la gaîne enveloppée plus spécialement résistante à la compression.

Comme le pétiole s'appuie contre le tronc avec ses deux moitiés divergentes, on pourrait craindre que par la pression des deux moitiés contre le tronc, la fente dorsale s'élargît sans cesse et qu'enfin le pétiole se fendît tout entier jusqu'au sommet. Ceci ne peut se faire cependant, la partie inférieure de la gaîne, qui reste embrassante, empêchant cela. Les faisceaux qui courent le long de la fente dorsale, ont, quand la fente a pris

une forme rhomboïdale, un parcours très remarquable; insérés près du bourgeon axillaire, ils ont dans la partie inférieure de la gaîne une partie qui fait un angle très net, souvent un angle droit, avec la partie qui se trouve dans la partie supérieure de la gaîne. La partie inférieure de ces faisceaux tient ensemble les deux moitiés du pétiole, qui auraient autrement la tendance de s'éloigner l'une de l'autre.

La différence entre les fonctions des deux parties de la gaîne est donc la suivante: la partie supérieure est chargée de supporter le limbe et le pétiole aussitôt que la feuille est en état de fonctionnement; la partie inférieure doit réunir la partie non-croissante avec le tronc croissant et elle doit empêcher que la fente dorsale s'allonge et s'élargisse outre mesure.

J'espère avoir démontré dans les pages précédentes, que le phénomène étudié de la fente dorsale de la gaîne est une adaptation spéciale aux exigences spéciales de l'attachement des grandes feuilles des palmiers au tronc. Probablement, la fente joue un rôle encore plus important; quoique je n'aie pu étudier la question, j'incline à croire qu'elle peut avoir une certaine fonction dans le réglage de l'inclinaison des feuilles. Chez les arbres dicotylédones, les branches ont une position assez fixe par rapport au tronc; leur inclinaison ne change d'ordinaire pas. Les feuilles des Palmiers, qui sont comparables au point de vue de la fonction aux branches des arbres ordinaires, se déploient par contre dans une direction à peu près ou tout à fait perpendiculaire; peu à peu elles se baissent, l'inclinaison de la feuille s'accentue toujours davantage et enfin le pétiole est horizontal ou même incliné en bas.

Dans toutes ces positions la feuille doit être retenue solidement; il y a là certainement un problème de statique très remarquable.

Or, il est certain, que les palmiers à fente dorsale ont résolu ce problème d'une manière complètement différente de celle des autres palmiers. L'étude de ces solutions serait sans doute très digne d'être entreprise.

Nous avons vu plus haut que l'anatomie physiologique ne

nous donnait point de renseignements sur les conditions mécaniques chez les gaînes foliaires des palmiers. Si nous avions considéré les limbes ou le tronc des palmiers, nous aurions bien rencontré dans les travaux de SCHWENDENER [1]) et de KOOP [1]) des données intéressantes qui nous permettraient de comprendre quelques lignes principales de la construction mécanique de ces parties; il est cependant sûr que le corps tout entier des palmiers n'a pas encore été etudié suffisamment sous ce point de vue et que l'examen attentif nous pourra révéler encore beaucoup de détails intéressants.

Sans doute les dimensions incommodes des objets, plutôt que la rareté du matériel, ont souvent empêché ces recherches. Il est incontestable qu'un bourgeon terminal p. ex., qui peut avoir jusqu'à 50 cm. de diamètre avec une foule immense de faisceaux et une foule plus grande encore de cellules, offre des difficultés spéciales pour l'étude à l'aide du microscope. Cependant, si l'on sait se faire aux conditions spéciales, les palmiers nous offrent dans leur plan de construction un grand nombre d'adaptations spéciales, dont la plante a besoin à cause de ces dimensions mêmes. Le manque de tissus secondaires, qui fait en outre que chaque détail doit être prévu dans les méristèmes primaires, entraîne chez ces grands arbres beaucoup de problèmes à résoudre et je crois que, par la manière dont ces difficultés sont surmontées, les palmiers mériteront une fois de plus leur nom, d'ailleurs si juste, de „princes" du règne végétal.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS ET DES CONCLUSIONS.

1. Dans les tribus des *Sabaleae* et des *Borasseae* une fente dorsale de la gaîne foliaire se trouve chez beaucoup d'espèces comme phénomène normal. La troisième tribu des Palmiers à feuilles palmées, celle des *Mauritieae* n'a pas de fente pareille.

1) l. c.

2. L'attachement de la feuille au tronc n'est en aucune façon détérioré par cette fente; la résistance de la feuille contre le vent a même plutôt augmenté.

3. Par la formation de la fente il devient possible que la partie supérieure de la gaîne, qui doit satisfaire aux plus grandes exigences mécaniques, cesse de croître beaucoup plus tôt que la partie inférieure. La partie supérieure peut par conséquent s'endurcir de bonne heure, tandis que la partie inférieure relie le tronc croissant et la partie supérieure non-croissante.

On peut donc regarder la fente comme une adaptation à la longue durée de la croissance en épaisseur du tronc.

Bussum, Septembre 1914.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche IX. Partie inférieure d'une gaîne foliaire de *Latania Loddigesii*, $^1/_2$ Gr. nat. L'insertion embrassante est devenue par desséchement en apparence demi-embrassante.

Planche X. Partie inférieure d'une gaîne foliaire desséchée d'*Hyphaene*, $^3/_4$ Gr. nat.

Planche XI. Extrémité de branche de l'*Hyphaene*, dont plusieurs gaînes ont été enlevées; à gauche la fente ventrale, à droite la fente dorsale, située sous le pétiole, $^3/_8$ Gr. nat.

STUDIES IN TROPICAL TERATOLOGY

BY

J. C. COSTERUS AND J. J. SMITH

COMMUNICATED BY

J. C. COSTERUS.

(With Plates XII—XVI).

As Dr. J. J. Smith has come to Europe for a few months and brought a fresh number of monstrosities from Buitenzorg, we have had a favourable opportunity to examine them together and to offer a continuation of our descriptions of March 1914. On this occasion we desire to express our sincere thanks to Mr. C. A. Backer, Mr. J. Demmeni, Mr. Dommers, Mr. Dumas, Mr. K. Gjellerup, Miss von Hertling, Mr. E. Jacobson, Mrs. H. Jeswiet-Hagedoorn, Mr. Ch. Joseph, Mr. Mousset, Mr. D. van Mullem, Mr. A. Rant, Mr. J. Schuller tot Peursum, Mrs. Stolk, Colonel Visser and General de Voogt for their interest in our work, which is apparent from the specimens they have had the kindness to send us.

Cyatheaceae.

Cyathea (orientalis Moore?).

Coll. Mr. Mousset, Tengger Mts., 1912.

Habitat Java.

Repeated bifurcation of the blade (fig. 1). The specimen, which bore only sterile leaves, was too young to be determined and the abnormal insufficiently developed for a detailed description.

Polypodiaceae.

Asplenium vulcanicum Bl.
Coll. Mr. Mousset, Tengger Mts. 1912.
Habitat Java.
Leaf showing strong vivipary, also on the primary and secondary plantlets (fig. 2).

Gramineae.

Sacharum officinarum L.
Sent by Colonel Visser, Buitenzorg, July 1912.
Cultivated at Modjosari.
Bifurcation of the stem.

Palmae.

Caryota sp.
Coll. J. J. S. in horto bog.
Habitat the Mal. Archipelago.
A germinating plant, proceeding from seed of a specimen cultivated v B 67 in the Buitenzorg gardens, showed from the very beginning the folioles of the normally bipinnate leaf grown together to a very irregular, lobed, and wrinkled whole, with several projecting edges. The growth of the plant was very slow, and it finally perished owing to unjudicious treatment (fig. 3).

Cocos nucifera L.
Coll. Mr. H. A. Baupain, Kadoe Katjang, Bantam, Java, Dec. 1912.
Habitat the Tropics.
Fig. 4 represents a two-celled coco-nut. The cells, unequal in size, both contain a seed. If these seeds had come to germination, the fact could have been looked at as a case of polyembryony. In the present case, however, there is a distinct dissepiment and consequently a clear proof that instead of one, two of the cells of the ovary grew out each containing its own seed. As in Palms the development of three cells of the ovary is of no rare occurrence, it appears advisable not to

conclude to polyembryony [1]) without having thorougly examined the interior of the nut.

Cocos nucifera L.

Coll. General J. G. H. de Voogt, Serangdjaja, Sumatra, Aug. 1913.

Habitat the tropics.

It is a well-known fact that germinating coco-nuts now and then produce two stems instead of one, but an occurrence of great rarity and probably never recorded is that as many as three stems should sprout from one nut as shown in fig. 5. When the nut was carefully opened, no dissepiment whatever was visible. Only one germinating plant forcing its way through one of the black spots was to be seen, but the stem of this young plant showed a separation into three. The advanced state of the (dry) specimen did not permit of a further examination into the cause of the phenomenon, but of polyembryony there can be no question. General de Voogt, Director of the Serang-djaja Estates, Sumatra, added to his remarkable present the information that according to his experience, only two coco-nuts with two stems were found in every 1000 germinating coco-nuts but only one with three stems in 40.000 germinating coco-nuts.

Cocos nucifera L.

Coll. Mr. Dommers, Ardjasa, Kangean Islands, January 1914.

Habitat the Tropics.

In former papers I drew attention to a phenomenon which I termed „paedogenesis" i.e. premature flowering of trees. The two plants in which we observed this aberration are Melia and Tectona [2]). A third instance of the same phenomenon has been represented in fig. 6, showing a coco-nut germinating. The nut itself is normal and well developed. The young plant was firmly rooted and had produced eleven leaves. Six of these are two-partite with linear lobes, one indistinct on account of

---

1) Cf. this publication, Vol. XIII, 1895, p. 117.
2) Vide this publication, 2e. série, Vol. IX, p. 115.

the missing top but probably simple, one of the exterior leaves linear and simple, the three innermost simple, one of these very short. All the leaves are supported by a wide petiole broadening to a sheath.

Sheath giving off fibres from the margins, as usual. Blade of the biggest leaf 56 cm. long, its entire base 7.5 cm. Petiole + sheath 16.5 cm. The specimen bears, so far as could be traced, a terminal inflorescence of which the peduncle owing to the enveloping sheaths and petioles was not tracable. Inflorescence (spadix) paniculate as usual, projecting beyond the leaves for about 12 cm., and 18 cm. wide. When the specimen arrived at Buitenzorg, it was quite dry and had lost its flowers. The branches of the inflorescence were merely covered with imbricate bracts. Judging from cicatrices of different sizes it is evident that both male and female flowers had been present, the latter at the base and the former higher up, as usual.

Araceae.

Richardia africana Kth.

Coll. Dr. A. Rant, Tjinjiroean, Bandoeng, Java, January 1913.

Habitat Africa.

Peduncle with two spathae which enclose each other at their bases. Spadix broadening and bifurcating halfway up.

A similar disturbance, though without bifurcation of the flattened and grooved spadix, was observed a few years ago by the late Dr. W. Burck in a species of Aglaonema.

Amaryllidaceae.

Eucharis grandiflora Planch.

Coll. Miss von Hertling in suo horto Buitenzorg, June 1912.

Habitat South America.

Flower perfectly pentamerous.

Zingiberaceae.

Hedychium coronarium Koen.

Coll. J. C. C. in horto bot. Amstelodamensi, October 1914.
Habitat Bengal.
Between the lobes of the normally bifid labellum, a third lobe.

Burbidgea schizochila Boerl.
Coll. J. J. S. in horto bog. 1913.
Habitat Borneo.
Top of the lip with three lobes instead of two.

Globba maculata Bl.
Coll. J. J. S. in horto bog. 1913.
Habitat Java.
One of the alae bears an anther-like appendage at top.

Orchidaceae.

Paphiopedilum glaucophyllum J. J. S.
Coll. J. J. S. in horto bog., Sept. 1913.
Habitat Java.
Upper sepal very like a petal, only a longitudinal portion flanking the midrib green and hairy like a normal sepal. Lateral sepals coalescing only at their bases instead of along their whole length.
One of these semi-labellum shaped.
Petals and lip normal.
Column: staminode wanting, anthers 4, two of which grown together, stigma three-lobed.

Kuhlhasseltia papuana J. J. S. [1])
Coll. Mr. K. Gjellerup, June 1911, Cyclops Mts., New Guinea.
Habitat Dutch New Guinea.
From Mr. Smith's description I quote the following lines:
„The column showed a very remarkable transformation. The two lateral normally fertile stigmas have in this specimen been

---

1) The plant has been described by Dr. J. J. Smith in „Nova Guinea", Résultats de l'expédition scientifique néerlandaise à la Nouvelle-Guinée, Vol. XII, Botanique, Livr. 1.

transformed into two parallel adjacent furrowed rostella, where-as the third stigma (rostellum) takes the quality of a fertile stigma. It showed itself as a small, somewhat lengthened portion at the upper end of the clinandrium, thus being in direct connection with the pollinia".

Hetaeria cristata Bl.

Coll. J. J. S. in horto bog., April 1911.

Habitat Java.

On a raceme there appear, besides normal flowers, a few deviating in the following points: —

Instead of one lip there are two, either free or grown together.

In the latter case the coalescence is clear from the presence of two grooves instead of one only which characterizes the inferior side of the labellum.

Calanthe emarginata Lndl.

Coll. J. J. S. in horto bog. 1913.

Habitat Java.

Pseudo-dimery. The most remarkable thing in this deviation is that of the nine flowers present, the four abnormal and the five normal flowers occupy opposite sides of the peduncle.

Calanthe varians J. J. S.

Coll. Mrs. Stolk, in suo horto Buitenzorg.

Culta at Buitenzorg.

From the peduncle there springs a branch. The same thing in often seen in C. triplicata.

Pseuderia foliosa Schltr.

Coll. J. J. S. in horto bog., April 1913.

Habitat Ambon.

Weak stem with terminal inflorescence (fig. 8).

Dendrobium undulatum R. Br. var. gracile J. J. S.

Coll. J. Schuller tot Peursum, Batavia 1913.

Habitat New Guinea.
Case of synanthy.

Dendrobium Mirbelianum Gaud.
Coll. Mr. J. Demmeni in suo horto Batavia, March 1913.
Habitat New Guinea.
Column with a liplike appendage on one of its margins.

Bulbophyllum apodum Hook. f.
Coll. J. J. S. in horto bog., June 1913.
Habitat Malaya.
Pseudobulb with two leaves.

Grammatophyllum speciosum Bl.
Coll. Mr. Ch. Joseph in suo horto Buitenzorg, January 1913.
Habitat Java.

1⁰. First flower of an inflorescence pseudo-dimerous, lip petaloid instead of wanting, anther and stigma defective as usual;

2⁰. First flower of an inflorescence; sepals free instead of forming one whole, and bent towards each other. Petals normal, lip partly petaloid. Stigma reduced to a narrow transverse split. On the right of the anther an excrescence bearing a bud (= inner stamen) [1]).

Aerides odoratum Lour.
Coll. Mrs. H. J. Jeswiet-Hagedoorn, Pasoeroean 1912.
Habitat Java.

This plant, for the rest very variable [2]), shows in the present specimen three abnormities: —

1⁰. Spurred sepals: this deviation is shown only by the lateral sepals, which are moreover acuminate and bent inwards (fig. 9, 10, 11).

2⁰. The column tends to broadening and to division into three

---

1) Cf. Dodonaea 1894, p. 24.
2) J. J. Smith, die Orchideen von Java, p. 583.

parts, visible from two parallel grooves at the back. The lateral parts bear in a few of our flowers an anther more or less developed which indubitably corresponds with a sterile inner stamen (auricula). This development is accompanied by a strong tension to petalody, as is represented in fig. 10, 11 a . . . a.

3°. Development of two extra rostella which evidently correspond with the tops of the two fertile stigmas.

Phalaenopsis amabilis Bl.

Coll. Mr. Dumas in suo horto Buitenzorg, January 1913.

Habitat the Mal. Archipelago.

A weak specimen, raceme only with five flowers, lateral sepals coalesced to a synsepalum, no lip. Synsepalum in various degrees grown together with the upper sepal.

Column with a projecting callus at the base (fig. 12).

Arachnis (Renanthera) Lowii Rchb. f.

Coll. J. J. S. in bog. 1913.

Habitat West Borneo.

As is well known the two or three lowest flowers of the long raceme are different from the rest both in shape, colour and odour [1]). The specimen in question bears a flower of which some of the parts of the perianth show colour and shape of the lowest flower and at the same time the characteristics of the higher ones.

Crassulaceae.

Kalanchoe prolifera (= Bryophyllum proliferum Bowie).

Coll. J. J. S. in suo horto 1912.

Habitat South Africa (running wild in Java).

The apices of some of the leaflobes have been transformed to a stalked pitcher in the same way as in Codiaeum variegatum var. appendiculatum.

Rosaceae.

Rosa hybrida.

Coll. Mr. D. van Mullem, Depok, Aug. 1913.

1) Winkler in Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, 2e Série V, p. 1.

Cupshaped enation from the midrib on the back of the leaf (fig. 13).

Malvaceae.

Sida rhombifolia L.

Coll. Mr. E. Jacobson, Sinabang, Simaloer, Sumatra, Febr. 1913.

Habitat the Tropics.

Fasciation of the stem.

Melastomaceae.

Melastoma (malabatricum L.?)

Coll. Mr. E. Jacobson, Padang, Sumatra, Sept. 1913.

Habitat Malaya.

Leaves in whorls of 4 and 6. Leaves both at the base and higher up grown together and sheathing. Probably also biostrepsis. The poor condition of the dried branches prevented further examination.

Ericaceae.

Vaccinium dialypetalum J. J. S.

Coll. A. Rant et J. J. Smith, Kertamanah, Bandoeng, Java, April 1911.

Habitat Java and Sumatra.

The specimen was collected on an excursion 1600 M. above the sea, where it was found growing and flowering on a tree. On examination it proved to have a *choripetalous* corolla, a phenomenon that in the genus Vaccinium has only been observed in the subgenus Oxycoccus.

A short time ago Mr. Smith discovered in the Leyden Herbarium a twig collected on Sumatra which indubitably belongs to the same species and bears *sympetalous* flowers but is otherwise similar to the above specimen.

The latter represents of course the normal structure.

Gesneraceae.

Saintpaullia ionantha Wendl.

Coll. J. J. S. in suo horto, March 1913.

Habitat Zanzibar.

The first flowers, of a stout inflorescence, show 3 and 5 stamens instead of 2.

This plant is cultivated at Buitenzorg in three varieties:

a) with light-blue violet flowers.

b) with violet-purple flowers.

c) with brilliant dark blue violet flowers, and foliage-leaves which show slight but distinct differences from a and b.

The plant sub b produces very much seed, which readily germinates and has a great constancy of colour, whereas the others a and c, though fructifying now and then, apparently never multiply spontaneously [1]).

The supernumerary stamens have as yet been observed only in c.

Compositae.

Wedelia biflora DC.

Coll. Mr. C. A. Backer, Assam bagoes, Bezoeki, Java. May 1913.

Habitat Malaya..

Prolification of the flowerheads. Leaves of the involucre and paleae very large and green. From the axils of many of these spring peduncles terminating in (secondary) headlets or „chickens" which in their turn produce strongly developed involucre-bracts and paleae. In the axils of the latter there are small buds to be seen, too young, however, to show whether they are florets or incipient (tertiary) headlets (fig. 14).

Witchbrooms (continued [2])).

Asparagus (racemosus Wlld.?).

Coll. J. J. S. in horto bog. 1909.

Habitat the Tropics.

Alchornea rugosa Muell. Arg.

---

1) The usual way of multiplication is by means of leafcuttings.

2) Our first list in this publication 2e Série IV, p. 175.

Coll. J. J. S. Tjampea near Buitenzorg 1905.
Habitat Malaya.

Villebrunnea rubescens Bl. var. sylvatica J. J. S.
Coll. Mr. Monterie, Goenoeng Malabar, Java 1913.
Habitat Java.

Aglaia odorata Lour. forma chinensis.
Coll. J. J. S. in horto bog. March 1909.
Habitat China.

Pometia pinnata Forst.
Coll. J. J. S. in horto bog. 1910.
Habitat Java and Fiji Islands.
It deserves special mention that in this case it is the leaf which has been affected.

Melastoma spec.
Coll. J. J. S. et A. Rant, Depok near Buitenzorg, Oct. 1911.
Habitat Java.

Litsea javanica Bl.
Coll. J. J. S. et A. Rant, Bandoeng, Kendeng Mts., April 1911.
Habitat Java.

Hilversum (Holland), February 1915.

LIST OF THE FIGURES.

Plate XII. Fig. 1. *Cyathea* (*orientalis* Moore?). Repeated bifurcation of the blade. Nat. size.

Fig. 2. *Asplenium vulcanicum* Bl. Vivipary. Nat. size.

Fig. 4. A two-celled Coco-nut. $^1/_2$ nat. size.

Fig. 7. *Hetaeria cristata* Bl. Two labella. $3\times$.

Plate XIII. Fig. 3. *Caryota sp.* Folioles of the bipinnate leaf grown together in a very irregular way. $^1/_2$ nat. size.

Fig. 8. *Pseuderia foliosa* Schltr. A terminal inflorescence. Enlarged.

Fig. 9. *Aerides odoratum* Lour. Lateral sepals spurred (lateral view). Nat. size. s = lateral sepals.

Fig. 10. Idem. (Front view). Nat. size. a = auriculae; s = lateral sepals.

Plate XIV. Fig. 5. A Coco-nut producing three stems. Reduced.

Plate XV. Fig. 6. A Coco-nut germinating and producing a stem with leaves and flowers. Reduced.

Plate XVI. Fig. 11. *Aerides odoratum* Lour. A. Lateral sepals spurred. Inner stamens (auriculae) developed and tending to petalody. B. Labellum. Nat. size. a = auriculae; s = lateral sepals.

Fig. 12. *Phalaenopsis amabilis* Bl. Pseudo-dimery. s = synsepalum.

Fig. 13. *Rosa hybrida.* Leaf with cupshaped enation. Nat. size.

Fig. 14. *Wedelia biflora* DC. Prolification of the flowerheads. Nat. size.

DAS LABELLUM UND DAS DIAGRAM DER ZINGIBERACEEN

VON

DR. J. C. COSTERUS.
(Mit Taf. XVII)

I. DAS LABELLUM.

Die Freundlichkeit des Direktors des Botanischen Gartens zu Buitenzorg (Java), Herrn Dr. J. C. KONINGSBERGER, der mir Material in Spiritus zusandte und des Herrn Dr. J. J. SMITH, der es einsammelte, hat mich in den Stand gesetzt eine Anzahl von Geschlechtern der Ingwergewächse zu untersuchen und mir die Verschiedenheit der Blütenformen klar zu machen und zugleich die auffallende Aehnlichkeit im Blütenbau zu bewundern. Was schon früher mein Interesse besonders erregt hatte, war die Struktur der Lippe anlässlich einer monströsen Blume von Alpinia, welche Dr. SMITH mir vor einigen Jahren zuschickte und deren Beschreibung zu finden ist in den Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, 2e Série, Vol. IX, p. 101.

Es muss einem Jeden, der die Zingiberaceenblüte mit einiger Sorgfalt beobachtet hat, aufgefallen sein, dass die Spitze des Labellums — der untere Teil fliesst mit dem Staubfaden zusammen — sich kennzeichnet durch einen *breiten* Mittelnerv von welchem links und rechts Seitennerven entspringen. Eine nähere Untersuchung dieser Nervatur scheint — sonderbar genug — von den ziemlich zahlreichen Autoren nie angestellt zu sein [1]), sonst hätte deren Bezeichnung die Aufmerksamkeit

1) Teilweise, vielleicht, dem Umstand zuzuschreiben, dass die älteren Botaniker hauptsächlich auf trocknes Material angewiesen waren. ROSCOE aber, der sein Prachtwerk nach im bot. G. zu Liverpool kultivierten Pflanzen anfertigte, giebt

an sich gezogen und Hülfe geleistet bei der Erklärung der Blütenstruktur.

Eine solche Untersuchung nun lehrt, dass das Nervensystem *nicht* besteht aus einer Hauptader mit Nebenadern, wie in Fig. 7^b vorgestellt wird, sondern dagegen *drei* verschiedene und kaum zusammenhangende Unterteile aufweist, in einzelnen Fällen sogar *fünf*. Dieselben sind: 1⁰ Eine Ader die genau in der Mediane liegt, 2⁰ Eine oder mehrere parallele Adern links, 3⁰ Eine oder mehrere Adern rechts. Die mediane Ader ist für gewöhnlich dünn und verliert sich in die Spitze des Labellums oder, falls letztere eingeschnitten ist, eine kleine Strecke unter dem Einschnitt. Die linke und rechte Adern bestehen aus einigen parallelen Gefässbündeln, welche nur nach einer Seite nahezu horizontale Nebenadern abgeben. Die mediane Ader, *m*, in unseren Figuren absichtlich dunkel gezeichnet, teilt sich oben in zwei dünne Zweiglein welche anastomosieren mit einigen der feinsten Aederchen der beiden anderen Systeme. Uebrigens ist dieser mediane Nerv durchaus selbstständig und nach unten leicht zu verfolgen, den ganzen Tubus entlang bis zu der Spitze des Fruchtknotens. Betrachten wir zur Erläuterung des Gesagten die Abbildungen einiger Labellen, z. B. von Alpinia [1]) (Schumanniana Val. = formosana K. Schum., fimbriata und Romburghiana standen zur Verfügung), so sehen wir, (Fig. 7 A) dass alle primäre Nerven stark entwickelt sind und die Lamina mehr oder weniger dreilappig ist.

Bei Burbidgea schizochila Boerl. (Fig. 1) ist die Spitze des Labells zweispaltig und setzt der mediane Nerv sich bis nahe an den Einschnitt fort.

Curcuma Zerumbet Roxb. (Fig. 2) zeigt einen zweizähnigen Mittellappen und einen medianen Nerv *m*, der auf etwas grösserem Abstand des Einschnitts gegabelt ist.

---

einige Abbildungen (von Renealmia fasciculata, Alpinia mutica und nutans, Curcuma amarissima) woraus Zusammensetzung der Lippe aus drei Teilen zu schliessen wäre.

1) Ein artenreiches Geschlecht, das nach Angabe C. LAUTERBACHS bloss in Papuasien schon 51 Species zählt und wovon K. SCHUMANN im ganzen 137 erwähnt in ENGLERS Pflanzenreich.

Bei Amomum truncatum Gagn. (Fig. 3) ist die Spitze des Labellums ein wenig ausgerandet und *m* über der Zusammenfliessung von Labellum und Stamen (st . . . st) gegabelt.

Fig. 4 stellt das Labellum von Hornstedtia elongata T. et B. vor: die Hauptader hört, jedoch nicht immer, ohne Gabelung auf, aber der Limbus ist dreiteilig mit stark entwickeltem Mittellappen.

Hedychium thyrsiforme Ham. hat eine zweispaltige Spitze mit Innervierung der median- und seitlichen Nerven (Fig. 5).

Schliesslich hat Kaempferia Kunstleri (Fig. 6) ein scheinbar einfaches Labellum, aber auch hier sind die drei Systeme leicht zu erkennen.

Bei einer Species von Costus finden sich nicht weniger als fünf Systeme, wozu jedoch die Bemerkung passt, dass die Flügel oder alae in diesem Geschlecht fehlen oder — wie hier — in das Labellum aufgenommen worden sind. Lestiboudois erwähnt dasselbe von C. speciosus Smith, welche er blühend im Garten zu Lille zu untersuchen Gelegenheit fand.

Aus oben Gesagtem gehen zwei Tatsachen hervor: 1° dass die Spitze des Labellums einfach, doppelt oder dreilappig ist, 2° dass die Anzahl der darin befindlichen Nervensysteme *drei*[1]) ist oder sogar fünf wird, wenn die alae mit der Lippe vereinigt sind.

Querschnitte des freien Teils (der Spitze) des Labellums und der Röhre sind hiermit in völliger Uebereinstimmung: die Lippe zeigt ausnahmslos 3 (oder 5) Gefässbündelgruppen und die Röhre einen *sechsten* Bündel der mit dem fruchtbaren Staubblatt korrespondiert. Nur in der *Spitze* der Lippe besteht, wie gesagt, ein schwacher Zusammenhang zwischen den feinsten Verästelungen der Systeme, unten dagegen ist keinerlei Verbindung zu entdecken. Der mediane Nerv, in allen unseren

---

1) Lestiboudois hat trotz seiner sorgfältigen Untersuchungen die mediane Ader *nicht* unterschieden, wohl aber die seitlichen Systeme. So sagt er von der gabeligen Spitze von Hedychium angustifolium: »les nervures de chaque lobe du limbe sont complètement separées, même dans la partie inférieure, qui présente un onglet" (Ann. des sc. nat. 1e Série, T. XVII, p. 120). Gleichwohl ist er davon überzeugt dass man ein *staminode avorté* dazu zu denken hat!

Figuren mit *m* vermerkt, verschwindet in oder bei der Spitze, die seitlichen Systeme dagegen an den Rändern.

Die Frage drängt sich jetzt in den Vordergrund, wo die drei Systeme herkommen oder genauer, wo sie sich im Blütenboden mit anderen Gefässbündeln verbinden.

Dass die beiden seitlichen Systeme den Blumenblättern opponiert sind und folglich epipetalen Staubblättern entsprechen, steht schon seit den Untersuchungen von PAYER und denen VAN TIEGHEMS unzweifelbar fest. Denn während PAYER [1]) die Lippe aus zwei anfangs völlig selbstständigen „Primordien" entstehen sah, stellte VAN TIEGHEM [2]) fest, dass die in diesem sich entwicklenden Gefässbündel unterwärts zusammenfliessen, mit denen der ihnen superponierten Petalen. In Bezug auf den Lauf des medianen Bündels ist, weil er bis jetzt nicht als selbständiger Teil erkannt wurde, selbstverständlich keine Untersuchung angestellt worden. Zu diesem Zweck braucht man nichts anderes als einen medianen Längsschnitt auszuführen. Um etwaigen Fehlern vorzubeugen sorge man nur denjenigen Teil aus einer Blüte herauszupreparieren, worin *m*, d. h. die mediane Ader über eine genügende Länge und zwar bis an dem unterständigen Ovar vorbei zu verfolgen ist. Schmelzt man ein solches Präparat, das also den unteren Teil des Tubus, die Anheftungsstelle des Kelches und die entsprechende Portion der Fruchtknotenwand mit umfasst, in Paraffin ein und schneidet man hievon eine Serie, so bekommt man u. a. ein mikroskopisches Präparat, wovon Fig. 8 eine vereinfachte Vorstellung giebt. Darin ist das unpaare (vordere) Sepalum mit Sep. bezeichnet, die Mediane des Labells mit L.; St. deutet den Griffel an, und Sta. den Fuss des mit Letzterem zusammenhangenden Staubfadens, und Ov. den Fruchtknoten. Man sieht, dass das in L. hinabsteigende Gefässbündel mit dem des vorderen Kelchzipfels zusammenfliesst, woraus nur kann abgeleitet werden, dass das Mittelstück der Lippe zu betrachten ist als das verloren gegangene episepale vordere Staminodium.

---

1) Organogénie de la fleur, p. 674.
2) Anatomie comparée de la fleur, p. 138.

Unser Präparat bezieht sich auf Costus; Hedychium, Amomum und Hornstedtia lieferten die nämlichen Ergebnisse.

Bewiesen ist damit was schon Lestiboudois 1841 aus seinen genauen Untersuchungen als wahrscheinlich gefolgert hatte und dass von seiner Alternative: „le troisième staminode externe est avorté *ou* confondu avec le synème" [1]) die Entscheidung fallen muss zu Gunsten des zweiten Gliedes, d. h. dass das Labellum der Zingiberaceen aus *zwei* epipetalen nebst *einem* unpaaren Staminodium des äusseren Wirtels besteht. Sind die Flügel mit der Lippe verwachsen, wie bei Arten von Costus, d. h. schliessen sich die paarigen episepalen Staminodien dem Labell an, so besteht Letzteres aus fünf Staminodien und bleibt nur das sechste Glied — das fertile Stamen — frei.

II. DIE BLÜTENSTRUKTUR.

Die Blüte der Zingiberaceen, also in der heutigen Beschränkung dieser Familie, wurde von den ältern Botanikern betrachtet als bestehend aus einem dreifachen Perianth, d. h. einem Kelch und einer zweireihigen Krone, einem Staubgefässe und einem dreiblättrigen Pistil. So z. B. Endlicher in seinem Enchiridion botanicum (1841), S. 118, und Miquel in seiner Flora von Niederländisch Indien, III^em^ Teil (1855), S. 590. Letztgenannter spricht von einem „Perigonium superum, exterius (calyx) brevius plerumque coloratum, tubulosum integrum, fissum vel trifidum, interius (corolla) corollinum basi tubulosum, limbo biserialiter 6-partito, laciniis exterioribus subaequalibus vel antica dissimili, interioribus lateralibus rarissime exterioribus conformibus utplurimum minimis vel abortivis, postica [2]) (labello) majore plana vel saccata, indivisa vel 2–3-loba. Stamen unicum".

---

1) Ann. des sc. nat. IIe Série, T. XV, p. 336. Statt »Labellum", gebraucht L. den Ausdruck »synème" weil er mit »Labellum" nur einfache Teile bezeichnen will, wie bei Canna und den Orchideen, mit »synème" dagegen »toute partie formée de plusieurs élémens staminaires réunis".

2) antica?

Oudemans äussert sich in seinem „Leerboek der Plantkunde, 3e deel (1870), S. 350", schon anders, wo er spricht von einem aus zwei Kreisen bestehenden Perigon und zwei Reihen von Staubblättern. Letztgenannte werden folgendermassen beschrieben: „äusserer Wirtel von Staubblättern durch petaloiden Blättchen ersetzt, welche nach unten mit den inneren Perigonzipfeln zusammenhangen und wovon eines (das untere, *Labellum* genannt) gewöhnlich sehr stark entwickelt, die beiden anderen meistens zu Schüppchen [1]) avortiert sind. Staubfaden einig . . . ."

Dieser Autor bringt es somit schon zu einer *Vierzahl* Staubblätter, deren Eines als solches entwickelt ist.

Inzwischen hatte in diesem Punkte, Thém. Lestiboudois, Professor der Botanik zu Lille, eingehende Untersuchungen angefangen.

Schon 1827 veröffentlichte dieser Gelehrte eine detaillierte Beschreibung der Blüte von Hedychium augustifolium [2]) und 1830 die Analyse von Globba nutans [3]), aber die umfangreichste Studie aller ihm bekannten Zingiberaceen, oder wie er sie nannte, Scitamineen, veröffentlichte er in den Ann. des sc. nat. IIe Série, T. XV. Sämmtliche Untersuchungen kennzeichnen sich durch eine bewundernswürdige Genauigkeit und klare Vorstellung. Der Schluss, zu welchem L. hinsichtlich des Baues der Blüte mit überzeugender Annehmbarkeit gerät, fasst er in diesen Worten zusammen:

„Dans toutes on trouve sur le sommet de l'ovaire, trois sépales externes, soudés en un calice extérieur d'une seule pièce, plus ou moins trilobé . . . . . Trois sépales internes soudés en un calice intérieur, tubuleux, petaloïde, à trois lobes. Une seule étamine fertile, appartenant à la rangée interne . . . . . .

Un synème, ordinairement bilobé, placé inférieurement, c'est-à-dire à l'opposite de l'étamine, par conséquent au côté

1) Auf Schüppchen gleichen die alae selten oder nie; sollte O. die Discus-Drüsen gemeint haben?

2) Mém. de la Soc. royale des sc. à Lille 1827—1828 in Ann. des sc. nat. Ie Série, T. XVII.

3) Mém. de la Soc. royale des sc. à Lille 1830 in Ann. des sc. nat. Ie Série, T. XX.

extérieur de la fleur; il représente les *deux* autres étamines internes.

Deux staminodes, représentant deux étamines externes" (gewöhnlich alae oder Flügel genannt), „placés de chaque côté entre l'étamine et le synème (= labellum) [1]), quelquefois peu ou point visibles. Le troisième staminode externe est avorté ou confondu avec le synème."

Dieser Auffassung schliesst sich H. VAN HALL in seiner 1858 zu Leyden verteidigten Dissertation, worin er eine historische Uebersicht der Meinungen über die Struktur der Blüte giebt, mit diesen Worten an: „quae LESTIBOUDOIS investigando invenit, magni pretii esse, ejusque sententiam de flore Zingiberacearum structura rectam se habere, et unicam veram esse."

PAYER unterstützt in seiner bekannten *Organogénie de la fleur* das Befinden von LESTIBOUDOIS in sofern, dass er in ganz jungen Blütenknospen drei Erhebungen entstehen sieht, von denen die beiden vorderen zu dem Labellum zusammenfliessen und die dritte, hintere, als fertiler Staubfaden heranwächst. Und weil diese drei Teile den Petalen superponiert sind, vertreten sie den *inneren* Staubblattwirtel.

Von einem äusseren Staminodienwirtel findet er aber nichts „à quel âge qu'on examine les fleurs de l'Alpinia nutans, on n'y remarque jamais les moindres vestiges d'étamines superposées aux divisions du périanthe externe".

Letzteres Ergebnis soll uns nicht wundern bei der Erwägung, dass gerade bei Alpinia die äusseren Staminodien höchst mangelhaft entwickelt sind und sogar fehlen können. Hätte PAYER eine andere Zingiberacee, z. B. Curcuma Zerumbet oder eine Hedychium untersucht, so hätte er sich freuen können über den Anblick sehr deutlicher Entwickelungsstufen der paarigen Kelchstaminodien.

Auch VAN TIEGHEM trägt, wie schon S. 155 hervorgehoben wurde, ein Steinchen zur Befestigung von LESTIBOUDOIS' Gebäude bei mit seinem Befunde, dass die (seitlichen) Gefässbündel des

---

1) Vgl. S. 156.

Labellums abgespaltet sind von denen der paarigen Blumenblätter.

Hiemit aber hört die Uebereinstimmung auf, denn beide, Payer und van Tieghem, sind der Meinung, dass der äussere Wirtel — d. h. die Kelchstaminodien — vollständig unterdrückt ist. Diese Aeusserung, die sich auf ein beschränktes Untersuchungsmaterial gründet, hat viel Uebel gestiftet und vor Allem einen massgebenden Botaniker wie Eichler auf falsche Fährte geführt. 1873 schliesst sich Eichler [1]) den Meinungen Payers und van Tieghems an und verstümmelt dadurch die richtige Ansicht von Lestiboudois.

Viele Jahre zuvor — 1847 — hatte der berühmte John Lindley [2]), in der Meinung ein Anhänger der Lestiboudoisschen Ansicht zu sein, letztere so zusammengefasst: „gingerworts are really hexamerous like the nearly related Musads; but of their stamens the outer (!) series is petaloid and forms the inner limb of the corolla, and of the inner series of stamens the central only developes, the lateral ones appearing in the form of rudimentary scales......"

Diese „scales" sind — Notabene — die Discusdrüsen, welche bei den meisten Zingiberaceen in der Anzahl von zwei den Griffel flankieren und lauter aus Zellen bestehen. Es sind die „stylodes" von Lestiboudois, welche bisweilen mehr als ein Centimeter lang sind, z. B. bei Kaempferia Kunstleri 1.2 c.M., und dadurch den Eindruck von Staminodien machen, aber durchaus mit Unrecht für solche gehalten werden [3]).

Nicht destoweniger zeigt sich Lestiboudois dankbar für den

1) Bot. Zeit. 1873, n°. 16.

2) The vegetable Kingdom, Sec. edition.

3) Zur teilweisen Entschuldigung Lindleys könnte angeführt werden, dass Lestiboudois vor 1847 selbst darüber in Zweifel war, ob die alae zum äusseren oder zum inneren Staminodienwirtel gehörten. Aber dass Lindley die alae mit den Discusdrüsen verwirrte, ist dessen grosser Fehler. Auch van Hall (l. c. p. 34) hat dies bemerkt wie aus folgender Stelle hervorgeht: „ex quibus verbis(et) Lindleium non recte intellexisse, quid Lestiboudois dixerit, apparet, si ea contuleris cum iis, quae supra de Lestiboudoisii sententia diximus; ac si tria stamina abortiva exteriora limbum corollae interiorem formassent! Nonne Lestiboudois, is Lindleium audias, stylodia pro staminibus abortivis interioribus habuit?

Beifall LINDLEYS, die Wahrheit aber ist, dass die beiden Botaniker einander nicht verstanden haben und dass LINDLEY, durch seine fehlerhafte Wiedergabe der LESTIBOUDOISschen Meinung zweifellos mitwirkte an der Verwirrung, die noch Jahrzehnte fortgedauert hat.

Wahrscheinlich ist Eichler unter dem Einfluss von LINDLEYS Autorität 1875 in seinem damals erscheinenden „Blütendiagramme" noch weiter aus dem Konzept gekommen; jetzt zeigt er Neigung — wiewohl schüchtern — zu der Meinung von R. BROWN [1]), der notabene den Kelch für accessorisch hält und das Labell (welches alsdann einfach sein sollte!) mit den Flügeln in den Aussenwirtel versetzt und den fertilen Staubfaden nebst den Discusdrüsen (stylodes) in die Innenreihe.

Dieser Zweifel hat manche Lehr- und Handbücher beeinflusst u. a. Luerssen, Grundzüge der Botanik [2]) sagt 1893, dass das Labellum mit seinem Anhang aus drei Kelchstaminodien bestehe und dass die inneren Staubblätter vertreten werden durch das fruchtbare Staubblatt und zwei kleine, drüsige oder fadenförmige Staminodien. Also wiederum die Drüsen!

Auch OUDEMANS [3]) blieb 1883 die Discus-drüsen als Staminodien betrachten.

Erst 1884 bekommt die bisher schwankende Meinung EICHLERS die Endform, indem er jetzt mit Entschiedenheit in den „Sitzungsberichte der Akademie der W. zu Berlin 15 Mai" festsetzt, dass die Lippe durch die Verwachsung von zwei Staminodien des inneren Kreises entstanden ist und zwar anlässlich eines höchst merkwürdigen Fundes von FR. MÜLLER, der diesen auch selbst in den „Ber. d. D. Bot. Ges." vom 24. Oktober beschreibt.

Die Sache lässt sich folgendermassen zusammenfassen: in einem Cicinnus einer in Brasilien wachsenden Alpinia besitzt die *zweite* Blume *meistens zwei* Staubblätter neben einander gestellt, die *dritte* Blume *bisweilen* (9 auf 200), die *erste* noch *seltener* und zwar 1 auf 1000. Dagegen ist das Labellum in

1) Verm. Schriften.
2) S. 465. 3) l. c. S. 262.

diesen Fällen *einfach* d. h. aus einer Hauptader entspringen links und rechts Seiten-adern (Fig. 7b). Der Eindruck wird geweckt, dass Labellum und Staubgefäss, wie sie in einer normalen Blüte stehen, den Platz gewechselt haben und dass das Labellum bei seinem Umzug in zwei Komponenten aus einander gefallen ist, welche sich zu Staubfäden umgebildet haben; dass dagegen der Staubfaden sich ausgedehnt hat zu einem (einfachen) Labellum. Die sichtbare Veranlassung zu dieser Umwechselung, oder wie Penzig [1]) sagt, zu diesem metaschematischen Bau, ist die Tatsache, dass die Blume ungefähr 180° um ihre Achse herumgedreht ist, denn indem in normalen Blüten das unpaare Sepalum nach vorn gerichtet ist ($\frac{2}{1}$), steht es bei metaschematischen Blüten nach hinten ($\frac{1}{2}$). Hiemit haben auch die Blümenblätter den Platz gewechselt ebensowie die Fächer des Fruchtknotens. Indem bei normalen Blüten die Lippe alterniert mit den paarigen Blumenblättern, fällt es in den metaschematischen Blüten aus einander, sodass an der Innenseite jedes der Petale ein Staubgefäss erscheint.

Dr. Smith und ich hatten die Gelegenheit dieselbe Erscheinung bei einer auf der Insel Formosa einheimischen Spezies zu beobachten, wovon Exemplare in dem botanischen Garten zu Buitenzorg kultiviert werden. (Diese Art ist von Dr. Valeton beschrieben als A. Schumanniana, stimmt jedoch zufolge mündlicher Mitteilung überein mit A. formosana K. Schum.). Unsere Abbildung (Fig. 9) wurde nach dieser Pflanze angefertigt und ist unserem Aufsatz in den Ann. du jard. bot. de Buitenzorg [2]) entnommen. Aus dieser Abweichung wurde von uns die Folgerung gezogen, dass die sechs Staubgefässe, welche die Theorie fordert, in der Tat zugegen sind.

Denn das Merkwürdige in der metaschematischen Blüte von Alpinia wird noch vergrössert durch den Umstand, dass zwischen den beiden Staubfäden ein kleiner dreieckiger Auswuchs zum Vorschein tritt, der in Form und Beschaffenheit den beiden in Alpinia rudimentären Flügeln vollständig gleicht, welche

1) Pflanzen-Teratologie II, p. 372.
2) 2e Série, Vol. IX, p. 101.

letzteren bekanntlich die Stelle der paarigen Kelchstamina einnehmen. Es war dieser Umstand, der in mir die Ueberzeugung befestigte, dass auch in der normalen Lippe aller Zingiberaceen ein letztes Rudiment des unpaaren Kelchstamens versteckt sei. Bei der Untersuchung hat sich zur Genüge herausgestellt, dass diese Annahme richtig ist und dass das dünne Gefässbündel (*m*) in der Mediane des Labells kraft seines Ursprungs aus dem Blütenboden dem unpaaren Kelchblätte gegenüber als dessen letzter Ueberrest betrachtet werden muss.

Allerlei Mitteilungen auf teratologischem Gebiete erhalten durch die obenstehenden Wahrnehmungen einen tieferen Sinn und können gegenseitig dazu dienen den Wert des anatomischen Fundes zu verstärken.

So wies im Oktober 1914 Herr Prof. Theo J. Stomps mir im Amsterdamer Universitätsgarten ein blühendes Hedychium coronarium Koenig, und speziell eine der Blüten, deren Lippe eine dreilappige Spitze besass. Bei näherer Betrachtung zeigte sich, dass es wirklich der mediane Nerv war, der zu dem verloren gegangenen Kelchstaminodium ausgewachsen ist. Dasselbe beobachtete ich vor kurzem bei einer Burbidgea schizochila in dem Material von Buitenzorg.

Fr. Müller [1]) erwähnt sogar drei normal gebildete Kelchstaminodien (statt zwei) bei einem Hedychium coronarium. Gleichwie bei der von ihm entdeckten Alpinia-blüte handelte es sich hier um Umstellung von Staubgefäss und Labellum. Die Lippe spaltete sich in zwei fertile Staubgefässe nebst einem Kelchstaminodium, das Staubgefäss dagegen verwandelte sich in eine schmale Lippe.

Eichler erwähnt in den schon citierten Sitzungsberichten der Berl. Akad. in Hauptsache das nämliche in Bezug auf ein Exemplar von Zingiber roseum.

Das von Gris [2]) *vor* dem Labellum einer monströsen Zingiber Zerumbet Rosc. gesehene Staubgefäss ist vermutlich das unpaare Staminodium des äusseren Kreises und nicht ein frucht-

1) Ber. d. Deutsch Bot. Ges. Bnd. VI, S. 95.
2) Penzig, II, S. 372.

bar gewordener „Abschnitt" des (von ihm) doppelt gedachten Labellums [1]).

Dass die von GRIS beschriebenen Pelorien derselben Zingiberart mit zwei alternierenden Kreisen des Androeciums (wovon der innere aus fertilen Staubgefässen besteht und der äussere aus flügelförmigen Teilen) uns „nichts bezüglich der Natur des Labellums lehren" [2]), kann ich Prof. PENZIG nicht zugeben. Für einen Jeden der sich die Lippe aus *drei* Elementen aufgebaut denkt, muss dieser Fund eine willkommene Bestätigung seiner Ansicht sein.

Dass schliesslich, wie BERG und SCHMIDT in ihrem Atlas der offizinellen Gewächse abbilden, eine epigyne Drüse (= Discoidaldrüse = stylode) zu einem fruchtbaren Staubgefäss entwickelt sei, ist kaum zulässig auf Grund der zelligen Natur dieser Drüsen. Eher ist anzunehmen, dass eines der sechs Staminodien sich zu seiner höchsten Form entwickelt hat und dabei eine der Discus-drüsen zurückgedrängt oder in ihrem Wachstum gehemmt worden ist.

Aus all dem Vorhergehenden ist zu schliessen, dass die Struktur der Zingiberaceenblüte nach und nach völlig erkannt worden ist und dass der Teil, den der Scharfsinn LESTIBOUDOIS' vermutete jetzt als gefunden betrachtet werden darf. Nur eine kleine Aenderung fordern die Worte des französischen Gelehrten: „le troisième staminode est avorté ou confondu avec le synème". Und dasselbe gilt für die Charakteristik in „die Natürlichen Pflanzenfamilien" betreffs der Worte: „ein medianes vorderes Staubblatt im äusseren Kreise fehlt immer." Die Formulierung könnte etwa sein:

„Das unpaare Staminodium des äusseren Kreises tritt auf als die *mediane Ader* der Lippe".

Und das Diagram sollte damit in Uebereinstimmung gezeichnet werden wie in Fig. 10 dargestellt worden ist.

Hilversum (Holland), März 1915.

1) Dass sonst einer der Abschnitte des Labells sich zu einer Anthere umgestalten kann, zeigt K. SCHUMANN l. c. S. 22. 2) PENZIG, II, S. 372.

NACHSCHRIFT.

Eine besondere Besprechung verdient das Urteil K. Schumanns in Bezug auf die Zusammensetzung des Labellums in seiner wertvollen Monographie der Zingiberaceen (1904). Nachdem er als seine Meinung ausgesprochen hat, dass ein deutlich gespaltenes Labellum entstanden sei aus der Verschmelzung der paarigen epipetalen Staubgefässe, wie z. B. bei den Hedychioideae, fährt er folgendermassen fort: „Dagegen habe ich die Ueberzeugung, dass bei den Zingiberoideae, welche stets ein einfaches, am oberen Ende höchstens schwach ausgerandetes, oder ein dreilappiges Labell aufweisen, dieses homolog dem Vorderglied des äusseren Staminalwirtels gesetzt werden muss. Bei den meisten Gattungen dieser Tribus würde der Ausfall der beiden Vorderglieder des Binnenwirtels anzunehmen sein".

Ich zweifle daran, ob diese Ansicht richtig ist, besitze aber kein Material zur Beseitigung meines Bedenkens noch um die Meinung Schumanns an neuen Wahrnemungen zu prüfen. Aber die Abbildung von Zingiber officinale Roscoe S. 171 gibt mir den Eindruck als besässe die Mittellappe des Labells *drei* gesonderte Adersysteme, welche folglich dreien Staminodien entsprechen. Den Seitenlappen, welche nach Schumann in dieser Gruppe gewöhnlich fehlen, bei Z. officinale jedoch vorkommen, sollte somit morphologische Selbständigkeit abgehen.

ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

m. bezeichnet in sämmtlichen Figuren die mediane Hauptader.

Fig. 1. Lippe von Burbidgea schizochila. *a a* Stelle wo Staubgefäss und Lippe zusammenfliessen, nat. Gr.

Fig. 2. Lippe von Curcuma Zerumbet Roxb. *a a* wie in Fig. 1, nat. Gr.

Fig. 3. Amomum truncatum Gagn. st...st. Fussstücke des gespaltenen Staubfadens, *x*...*x* rudimentäre Flügel, ein wenig vergr.

Fig. 4. Hornstedtia elongata T. et B. *a*...*a* Flügel, nat. Gr.

Fig. 5. Hedychium thyrsiforme Ham. *a*...*a* Trennungslinie zwischen Röhre und Lippe nebst Staubgefäss, nat. Gr.

Fig. 6. Kaempferia Kunstleri. Tubus *t* teilweise aufgespalten und ausgebreitet, *x*...*x* Fussstücke der alae oder Flügel, *b b* starke Brücken welche auf der Grenze von Staubgefäss und Lippe den Schlund zu einer Spalte verengen, in unserer Figur jedoch ausgebreitet sind, *t* Röhre.

Fig. 7. Alpinia Schumanniana Val. *a* normales (zusammengesetztes) Labell, *b* Einfaches, aus der Verbreiterung des Staubgefässes entstandenes Labell.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch das vordere Sepalum, die Lippe und den Griffel. Sep. vorderer Kelchzipfel, L. Lippe, St. Griffel, Sta. Fuss des Staubgefässes, ov. Fruchtknoten.

Fig. 9. Alpinia spec. Metaschematische Blume, in der die Lippe in zwei Staubgefässe und einen zahnförmigen rudimentären Flügel (hinter dem Griffel versteckt) auseinander gefallen ist. Umgekehrt ist das Staubgefäss zu einem (einfachen) Labell umgewandelt. Diese Figur wurde zu Buitenzorg von dem javanischen Zeichner Natadipoera angefertigt.

Fig. 10. Diagram der Zingiberaceen, *x* das aufgefundene Kelchstaminodium.

BEITRAG ZUR ANATOMIE VON HEVEA BRASILIENSIS

VON

P. E. KEUCHENIUS.
Djember (Java).

Als ich mich vor einiger Zeit mit dem Untersuch einer Blattkrankheit von *Hevea brasiliensis* beschäftigte, fand ich eine Anzahl eigenartiger Organe an der Unterseite der Blätter. Es erschien mir wünschenswert, die Aufmerksamkeit auf diese Blattorgane zu lenken, zumal ich sie in der mir hier zur Verfügung stehenden Literatur, nicht beschrieben fand. In der Arbeit von Körber über die Blattanatomie von *Hevea brasiliensis*, werden diese Gebilde auch nicht genannt. Meine Absicht ist hier nur, die gröbere Anatomie dieser Organe zu beschreiben.

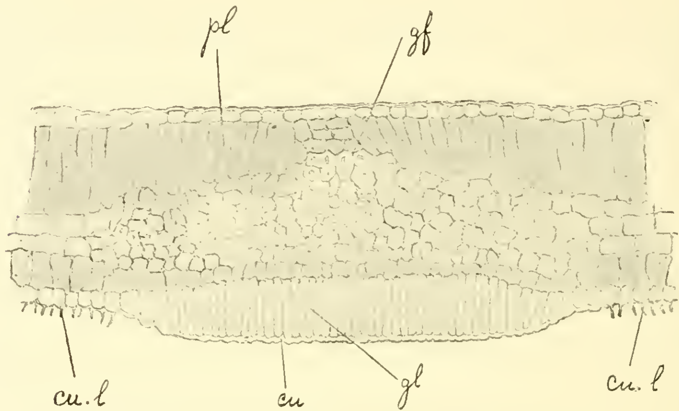
Verschiedene Pünktchen an der Unterseite der Blätter zogen meine Aufmerksamkeit an und ich glaubte sie wären die Anfangsstadien der Blattkrankheit. Um ihr Verhalten weiter zu verfolgen, beobachtete ich die Blätter zu verschiedenen Stunden des Tages genau. Endlich gelang es mir früh Morgens, mitten in der trockenen Saison, diese Organe mit Tröpfchen einer wasserhellen Flüssigkeit bedeckt zu finden, was ihre Funktion als Drüsen kund tut. Das Exkret reagierte auf Lakmus sauer. Welche chemische Stoffe es jedoch enthält, weiss ich nicht. Meine Absicht war dieses noch zu untersuchen, aber es ist eigentümlich, dass die Blattausscheidungen in der Regenzeit

bis jetzt nicht mehr erschienen sind. Es würde daraus hervorgehen, dass die Drüsen besonders in der trockenen Zeit wirksam sind.

Wenn diese Drüsen bis jetzt unbekannt geblieben sind, so ist dies jedenfalls dem Umstande zuzuschreiben, dass sie fast mikroskopisch klein sind. Ihre Form ist rundlich, mit einem Durchmesser von 0,4—0,9 mm.

Über ihre Morphologie kann ich Folgendes mitteilen.

Ein Querschnitt durch das Blatt zeigt (siehe Fig.), dass sich



die Drüsen ein wenig über die Blattoberfläche emporwölben. Die Drüsenzellen (*gl*) machen im Querschnitt den Eindruck eines Pallisadenparenchyms, aber es fehlt ihnen, ebenso wie den Epidermiszellen, das Chlorophyll. Am Rande gehen die Drüsenzellen nach und nach in normale Epidermiszellen über. Unter diesen Drüsenzellen liegt eine ziemlich regelmässig angeordnete chlorophyllhaltige Zellschicht, welche eine direkte Fortsetzung der untersten Blattparenchymschicht ausmacht.

An der Aussenseite wird das Drüsenfeld von einer ziemlich dicken Cuticula (*cu*) bedeckt, was mir sehr auffällig schien. Dass wir es aber wirklich mit einer Cuticula zu tun haben, geht aus einer Färbung mit Genfer Réactif hervor, wobei die Cuticula der Epidermis und der Drüsenzellen ungefähr dieselbe Farbe annimmt.

Wie aber das Exkret durch eine solche dicke Cuticula aus-

geschieden wird ist nicht verständlich, wenn man nicht die Anwesenheit von Poren zu Hilfe ruft.

Die Epidermiszellen (*cu. l*) der Heveablattunterseite besitzen noch charakteristische Cuticularleisten, die der oberen Epidermis abgehen. Körber hat diese Bildungen schon untersucht und ich brauche nicht näher darauf einzugehen. Nur will ich darauf hinweisen, dass Tschirch die Bedeutung dieser Cuticularleisten in der Erhöhung der Biegungsfestigkeit des Blattes sucht.

Schon mit Hilfe einer Lupe, lässt sich der Zusammenhang der Blattdrüsen mit den Blattnerven konstatieren, was aber noch viel deutlicher im Querschnitt des Blattes zu sehen ist. Offenbar wird also das Drüsenexkret aus dem Gefässbündel bereitet. Was die Anzahl der Drüsen eines Blattes betrifft, habe ich nicht viele Zählungen gemacht, aber auf einem Blatt von 30 cm Länge fand ich circa 70 Drüsen, die unregelmässig in der Nachbarschaft eines Nerven über das Blatt verbreitet sind.

Im Nov. 1914.

FIGURENERKLÄRUNG.

gl — Drüsenzellen.
gf — Gefässbündel.
pl — Pallisaden Parenchym.
cu — Cuticula.
cu. l — Cuticular-Leisten.

LITERATUR.

R. Körber. Beiträge zur Blattanatomie der Gattung Hevea. *Inaug. Diss.* Breslau. 1911.

DER OSMOTISCHE DRUCK DES ZELLSAFTES GESUNDERT MOSAIKKRANKER TABAKSPFLANZEN

VON

A. SPRECHER.

Trotz zahlreicher Arbeiten über die rätselhafte Mosaïkkrankheit des Tabaks bleibt deren Ursache und Bestreitung, nach wie vor, innerhalb des blühenden Reiches der Theorien. Wer sich für die Litteratur dieses Teiles menschlichen „Suchens und Irrens" interessiert, sei auf die ausführlichen Zusammenfassungen von HUNGER [1]) hingewiesen.

Mit dem Heraufstieg des grossen Reiches der Bacteriologen kam die Zeit, wo man überall Bacterien sah. „Gegen Vorurteil und Voreingenommenheit schützt eben selbst ehrliche Gelehrsamkeit nicht."

Ende des vorigen und Anfangs dieses Jahrhunderts studierten zahlreiche Forscher auch die Mosaïkkrankheit des Tabaks und kamen zu dem Schluss, sie müsse durch Bacterien verursacht sein. Die führende Stimme in diesem Lager bekam IWANOWSKI [2]).

BEIJERINCK [3]) bekämpfte die Annahme einer bacteriellen Tätig-

1) HUNGER, F. W. T. — De Mozaiek-ziekte bij Deli-tabak. Meded. uit 's Lands Plantentuin, LXIII, 1903.

Id. Onderzoekingen en beschouwingen over de Mozaiek-ziekte der tabaksplant. Amsterdam, 1906.

2) IWANOWSKI, D. M. — Ueber die Mozaïkkrankheit der Tabakspflanze. Bull. de l'Acad. imp. des Sciences de St. Petersbourg. Nouv. Série III, Nr. 1, p. 67—70.

3) BEIJERINCK, M. W. — Ueber ein Contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter. Centralblatt f. Bacteriologie, Abt. II, Bd. V, p. 27—33, 1899.

Id. Bemerkung zu dem Aufsatz des Herrn IWANOWSKI über die Mosaïkkrankheit der Tabakspflanze. Centralblatt f. Bacteriologie. Abt. II, Bd. V, p. 310. 1899.

keit beim Zustandekommen der Mosaïkkrankheit. Nach seiner Meinung ist die Krankheit in der milderen Form eine Krankheit des Chlorophyllkorns und in der intensiveren eine des lebenden Protoplasmas. Der flüssige Giftstoff, den er „*Contagium vivum fluidum*" nennt — ein Ausdruck, der leider nichts erklärt — kommt von aussen in die Pflanze und kann sich in ihr selbständig vermehren.

Mit oder etwas nach dem Reiche der Bacteriologen wurde das Reich der Fermentologen oder Enzymologen, wie die heutige Benennung lautet, gegrundet, wo das Studium der auf- und abbauenden Faktoren im lebenden Organismus an der Tagesordnung ist.

Nach Woods [1]) ist die Mosaïkkrankheit durch gewisse Enzyme (Oxydasen und Peroxydasen) verursacht, die in den kranken Teilen entweder wirksamer sein oder in abnormal grosser Menge vorkommen sollen.

Zum Schlusse rückt Hunger [2]) auch noch mit einer Theorie auf, wornach das Auftreten der Mosaïkkrankheit ausschliesslich die Folge von Störungen im normalen Stoffwechsel der Pflanze ist. Für Woods ist es übrigens nicht etwas prinzipiell anderes. Aber nach Hunger entsteht infolge des gestörten Stoffwechsels ein Giftstoff, ein Virus, und damit sind wir wieder beim Contagium vivum fluidum Beijerinck's angelangt, obwohl Hunger die Eigenschaften dieses Giftes nicht mit denen seines von ihm angenommenen Virus identisch erklären will.

Welche von diesen Theorien die richtige ist, weiss ich nicht, obwohl die experimentellen Studien Pantanelli's [3]) den Beweis erbracht haben, dass der Inhalt der Zelle — Protoplasma und Plastiden — durch abnorme Bildung von starken, abbauenden Enzymen angegriffen und zum Teil verdaut werden kann.

---

1) Woods, A. F. — The destruction of chlorophyll by oxidizing Enzymes. Centralbl. f. Bacteriologie, Abt. II, Bd. V, N°. 22, p. 745. 1899.

Id. Observations on the Mosaik-disease of Tobacco. U. S. Dep. of Agric. Bull. N°. 18, May 1902.

2) Hunger, F. W. T. — loc. cit.

3) Pantanelli, E. — Studii su l'albinismo nel regno vegetale. Malpighia, Bd. XV—XIX, 1902—1905.

Demnach gewinnt die Theorie Woods gegenüber den andern sehr an Wahrscheinlichkeit.

Wir stehen hier offenbar vor einer sehr schwierigen Frage pflanzlicher Physiologie, zu deren Beantwortung nicht nur sehr ausgebreitete Kenntnisse in Chemie, Physik und Biologie, sondern auch sehr viel Zeit und noch mehr Geduld nötig sein werden.

Es wird in Folgendem keine neue Theorie aufgestellt, ja nicht einmal eine Lösung des Problems versucht, sondern bloss eine Seite desselben zu beleuchten getrachtet. Es war mir nur darum zu tun, die ausgepressten Säfte gesunder und kranker Tabakspflanzen mit einander zu vergleichen, was ihren osmotischen Druck, die in ihnen aufgelösten festen Substanzen und deren organische und mineralische Bestandteile betrifft.

Auf diese Versuche wiesen mich einige Äusserungen Woods und Hunger. Nach ersterem verbleiben die Assimilationsprodukte, also in letzter Instanz Stärke, länger im kranken Blatt, da die Oxydasen die Stärke-abbauenden Diastasen an ihrem Werk hindern sollen, und Hunger schreibt auch, dass über Nacht die Abfuhr aus den bleichen Teilen gering sei und ein grosser Teil der Assimilationsprodukte zurückbleibe. Unter Assimilationsprodukten versteht er wohl nur Stärke, denn sonst würde diese Aussage mit der andern nicht stimmen, wo er, wie ich glaube, zuerst darauf hinweist, dass mosaïkkrankes Blatt weniger Zucker, weniger Gerbstoff und weniger freie organische Säuren enthalte als gesundes Blatt.

VERSUCHSANSTELLUNG.

Um den osmotischen Druck in einzelnen Gewebezellen kennen zu lernen, bedient man sich seit mehr als einem halben Jahrhundert der von Pringsheim und Naegeli zuerst angewendeten, plasmolytischen Methode, d. h. man bringt die Gewebeschnitte in Salz- oder Zuckerlösungen von bekannter Konzentration und daher bekannter osmotischer Kraft, und unter dem Mikroskop bei starker Vergrösserung werden sie dann beobachtet. Diejenige Konzentration, welche in der Mitte liegt zwischen einer

Konzentration, die noch keine Spur einer Einschrumpfung des Protoplasmas verursacht und derjenigen, welche die Anfänge eines Zusammenziehens des Zellinhaltes sehen lässt, wird der Zellkonzentration gleich gesetzt.

Mit dieser Methode hat man unzählige Zellkonzentrationen lebender Organismen bestimmt. Sie ist nicht zu beanstanden, solange es sich nur um die Bestimmung der Konzentration einzelner Zellen und Gewebe handelt und soweit sie mit der grössten Sorgfalt ausgeführt ist. Um aber die mittlere Konzentration des Zellsaftes einer ganzen Pflanze kennen zu lernen, müssten mit der plasmolytischen Methode sehr viele einzelne Bestimmungen gemacht werden, die trotzdem zu keinem auch nur einigermassen genauen Resultat führen könnten. Und schliesslich, wie leicht können einem die ersten Stadien der Plasmolyse beim mikroskopischen Untersuch entgehen, wieviele Fehler können bei dieser stundenlangen, mikroskopischen Arbeit gemacht werden!

Wo es sich um die Konzentration der Säfte in der Pflanze als Ganzes, in verschiedenen Altersstufen und zu verschiedenen Tageszeiten handelt, leistet eine andere Methode viel bessere Dienste, nämlich die Kryoskopie, deren Wert für die Biologie zuerst von den Italiänern erkannt worden ist: ich erinnere nur an die unter den Physiologen bekannten Namen von Cavara [1]) und Pantanelli [2]).

Worin besteht die Methode der Kryoskopie?

Es kann darauf nicht eine Antwort klipp und klar gegeben werden, ohne an einige grundlegende Gesetze der physikalischen Chemie zu erinnern.

Aus den Versuchen Raoult's [3]) geht hervor, dass der Gefrier-

1) Cavara, F. — Risultati di una serie di ricerche microscopiche sui vegetali. Atti del congresso botanico, Palermo 1902.

Id. — Contribuzioni alla Biologia vegetale. R. Istituto botanico di Palermo. Vol. IV, fasc. I, p. 39—81. 1905.

2) Pantanelli, E. — In Malpighia XVIII, p. 97—105.

Id. — Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. Jhrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 40, Heft III, p. 303—367. 1904.

3) Raoult, F. M. — Loi de congélation des solutions benzéniques des substances neutres. C. R. Ac. Sc., Paris, t. XCV, 1882, p. 187.

punkt einer Lösung in dem Masse fällt, als die Zahl der im Lösungsmittel aufgelösten Moleküle einer Substanz zunimmt. Man kann darum, indem man den Gefrierpunkt einer Lösung bestimmt, die Konzentration derselben, d. h. ihren osmotischen Druck und ihr Molekulargewicht ermitteln, wie es RAOULT [1]) vorgeschlagen hat.

Dem VAN 'T HOFF'schen Gesetz zufolge entspricht der osmotische Druck einer in einem Lösungsmittel aufgelösten Substanz dem Druck, den sie bei gleichem Volumen und gleicher Temperatur als Gas oder Dampf ausüben würde. Wenn man also von einer chemischen Substanz soviel Gramm als ihr Molekulargewicht angibt (ein sogenanntes Grammmolekül) in einem Liter Wasser auflöst, so erhält man einen Druck von 22,4 Atmosphären. Unter einem Druck von 22,4 Atmosphären gefriert destilliertes Wasser bei — 1,85° C. und diese Temperatur ist der Gefrierpunkt für alle Lösungen, die in einem Liter Wasser das Molekulargewicht einer Substanz in Gramm aufgelöst enthalten.

Sind in einem Lösungsmittel verschiedene Körper aufgelöst, ohne dass chemische Reactionen zwischen ihnen stattfinden, so ist der Druck, den sie zusammen ausüben gleich der Summe aller Einzeldrucke — jede Substanz für sich allein im gleichen Volumen des Lösungsmittels aufgelöst gedacht [2]).

Aus dem Vorgebrachten geht hervor dass wir, nach Bestimmung des Gefrierpunktes, den osmotischen Druck nach der Gleichung berechnen können:

$$\Delta : P = 1{,}85 : 22{,}4; \text{ oder } P = \frac{\Delta \times 22{,}4}{1{,}85}.$$

Δ = Gefrierpunkt;

P = Osmotischer Druck;

1,85 = Gefrierpunkt des Wassers unter einem Druck von 22,4 Atmosphären;

---

1) RAOULT, F. M. — Loi de congélation des substances aqueeses des matières organiques. C. R. Ac. Sc., Paris, t. XCIV, 1882, p. 1517.

2) RAOULT, F. M. — Recherches sur le partage des acides et des bases en dissolution par la méthode de congélation des dissolvants. C. R. Ac. Sc. Paris, t. XCVI, 1883, p. 1653.

22,4 = Druck, den eine Lösung auszuüben imstande ist in welcher das Molekulargewicht einer Substanz in Gramm aufgelöst ist.

Den Beispiel MAQUENNE's [1]) folgend, berechnet man das mittlere Molekulargewicht (pm) aus dem Gewicht der Trockensubstanz (rs) des Saftes und dem Gefrierpunkt (Δ):

$$pm : rs = 1{,}85 : \Delta \text{; oder } pm = \frac{rs \times 1{,}85}{\Delta}.$$

Dieses mittlere Molekulargewicht entspricht keineswegs dem wirklich vorhandenen, sondern ist nur das Molekulargewicht einer Substanz, die man bei gleichem Gewicht und gleicher Gefriertemperatur als allein in der Lösung anwesend annimmt.

Da die Transpiration der Pflanzen und infolgedessen die die Zellsaftkonzentration ausserordentlich von den Witterungsverhältnissen abhängig ist, so wurden gesunde und kranke Pflanzen an einem bewölkten und an einem sonnigen, windigen Tage untersucht.

Zu den Versuchen wurden nur Tabakspflanzen genommen, bei denen der Blütenstand — soweit dies äusserlich zu beurteilen war — in derselben Entwicklungsphase sich befand. Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass die mosaïkkranken Tabaksstauden wohl stark gefleckte Blätter aufwiesen, aber trotzdem nicht den Eindruck schwer kranker Pflanzen machten.

Beim ersten Versuch am 22. Juni wurden morgens 7 Uhr 4 gesunde Pflanzen auf dem Felde geschnitten, von jeder die Blütenknospen entfernt und 100 gr. Blätter und Stengel-Teile von oben nach unten weggenommen und miteinander in einer kleinen Fruchtpresse — Marke „Tutti frutti" — ausgepresst. Man erhält mit dieser Presse beinahe allen Saft in sehr kurzer Zeit. Letzteres ist wegen der Verdampfung eine wichtige Sache.

---

1) MAQUENNE, L. — Sur le poids moléculaire moyen de la matière soluble dans les graines en germination. C. R. Ac. Sc., Paris, t. CXXV, 1897, p. 576.

Dixon und Atkins [1]) geben an, dass man, um beim Auspressen der Pflanzen allen Saft zu bekommen, erst die Protoplasmaschicht der Zellen permeabel machen müsse, was durch Gefrieren der auszupressenden Pflanzen in flüssiger Luft geschehen könne. Wenn dies nicht geschehe, so sei die Konzentration der Säfte zu niedrig. Wenn die Säfte der frisch geschnittenen, ungefrorenen Pflanzen zu niedere Gefrierpunkte gegeben haben, so ist anzunehmen, dieser Fehler sei in meinen Versuchen bei gesunden und kranken Pflanzen derselbe. Die Resultate werden also trotzdem zu einem Vergleich dienen können.

Sofort nach dem Auspressen des Saftes wurde dieser durch ein in destilliertem Wasser gewaschenes und gut ausgewundenes Tuch filtriert, gemessen und in einer Flasche mit eingeschliffenem Glasstöpsel in den Eisschrank gebracht. Mit 4 kranken Pflanzen wurde zu gleicherzeit oder unmittelbar nachher auf dieselbe Weise verfahren.

Um 1 Uhr nachmittags wurden wieder 4 gesunde und 4 kranke, bei striktem Innehalten der gleichen Methode, ausgepresst und endlich um 5 Uhr abends die dritte Serie.

Den 24. Juni wurde der ganze Versuch wiederholt; aber anstatt 4 wurden diesmal 6 Pflanzen miteinander ausgepresst und von jede nur 70 gr. Substanz genommen. Das Wetter war an diesem Tag andauernd hell und windig.

Die nur durch Tuch filtrierten Säfte waren natürlich nicht farblos und klar, sondern undurchsichtig grün und mussten vor der Gefrierpunktsbestimmung durch dreifache, aschenfreie Papierfilter filtriert werden. Nach dieser Behandlung wurden ganz klare, hell- bis dunkelbraun gefärbte Flüssigkeiten erhalten. Trotz des dreifachen Filters filtrierten die Säfte ziemlich schnell. Alle reagierten schwach sauer.

De Vries [2]) hat bei seinen Turgorstudien das Eiweiss in den

---

1) Dixon, H. H. and Atkins, W. K. G. — Osmotic pressures in plants. I. Methods of extracting sap from flant organs. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. XIII. (N. S.). 28. p. 422—433. 1913. — II. Cryoscopic and Conductivity measurements of some vegetable Saps. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. XIII. (N. S.). 29. 1913.

2) De Vries, H. — Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jhrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XIV, 1884, p. 427.

Pflanzensäften Koaguliert, indem er entweder die Pflanzen vor dem Auspressen stark erhitzte oder nach dem Auspressen die Säfte. Da die Eiweisskörper ein sehr hohes Molekulargewicht aufweisen, so üben sie selbst im ionisierten Zustand nur einen schwachen osmotischen Druck aus. (So wird das Molekulargewicht des Eialbumins auf 13000 geschätzt; und auch das Blut ist ein sehr gutes Beispiel, welches beweist, wie klein die osmotische Wirkung der Eiweissstoffe ist. Letztere machen ungefähr 92°/₀ der im Blute aufgelösten Substanzen aus, und wenn man sie durch Koagulation entfernt, so ist der osmotische Druck der Blutflüssigkeit nur wenig beeinflusst. — HOEBER, Physikalische Chemie).

Da ferner beim Erhitzen der Säfte gewisse Stoffe, z. B. Phosphate und Citronensäure, in Gegenwart von Calcium wie Eiweiss niedergeschlagen werden können, so ist es besser, die Säfte nicht zu erhitzen. Uebrigens waren, wie schon gesagt, die Säfte so durchsichtig und klar, dass die Gefahr einer Anwesenheit protoplasmatischer Kolloide als äusserst gering und diejenige einer Beeinflussung der Gefrierpunktsbestimmung durch Oberflächenspannung fester Partikelchen als ganz ausgeschlossen betrachtet werden kann.

Alle Gefrierpunktsbestimmungen wurden, wenn immer möglich, gleich nach dem Auspressen und Filtrieren unternommen. Sobald etwa 20 cm^3 Saft filtriert waren, wurde eine erste Bestimmung gemacht, mit den folgenden 20 cm^3 eine zweite und mit den dritten die letzte. Oft wurde mit der Mischung eine vierte Bestimmung ausgeführt und aus allen das Mittel genommen.

Die Gefrierpunktsbestimmung wurde mit dem BECKMANN'schen Kryoskop ausgeführt. Dies ist ein einfacher Apparat und besteht aus einem starken, in seinem oberen Teil verzweigten Probierrohr, dessen Hauptöffnung durch einen zweimal durchbohrten Pfropf geschlossen wird; der kleine, schräg nach oben führende Arm wird mit ganzen Pfropf geschlossen. In dieses Probierglas kommt der zu untersuchende Saft. Ein BECKMANN'sches Thermometer, in hundertstel Grad eingeteilt, führt durch die grössere Oeffnung des Korkes bis in die Flüssigkeit, durch die andere

kleinere Oeffnung führt ein Platindraht, dessen unteres Ende einen das Thermometer umfassenden Ring bildet. Mit diesem Draht wird die Lösung fortwährend bewegt, damit sie sich gleichmässig abkühle und das Lösungsmittel überall im gleichen Moment gefriere und nicht durch partielle Ausscheidung von Eis die Lösung konzentrierter werde, was selbstverständlich einen zu tiefen Gefrierpunkt verursachen würde.

Das Probierrohr wird vermittelst eines Pfropfens auf einem etwas grösseren Glascylinder befestigt, der in die Gefriersubstanz eintaucht. Den Hohlraum zwischen dem Probierrohr und dem Glascylinder füllte ich mit Methylallkohol aus, weil ich bei früheren Versuchen [1]) bemerkt hatte, dass sich die Abkühlung schneller und gleichmässiger vollzieht als bei einem Luftmantel.

Die Gefriersubstanz stellte ich mit Eis und Salz her. Die Temperatur fiel selten und nur für kurze Zeit tiefer als — 10° C. Hinderlich wirkt das öftere Erneuern des Kältemischung, was bei der tropischen Hitze unausbleiblich ist. Es gibt sehr perfektionierte Kryoskope mit elektrischem Rührer u. s. w., und besonders bequem sind diejenigen, die es erlauben, mit geringer und konstanter Kälte zu arbeiten. Auch die Thermometer, die bei den Molekulargewichtsbestimmungen angewendet werden und die sehr exakt sein mussen, zeigen allerlei Modifikationen.

Das Beckmann'sche Thermometer hat keinen fixen Nullpunkt, und ich habe diesen von Zeit zu Zeit in gefrierendem, destilliertem Wasser verifiziert. Die eigentliche Teilung des von mir verwendeten Thermometers umfasst nur $3^1/_2$° (— 3° unter Null und 0,5° über Null), die ihrerseits in hundertstel Grade eingeteilt sind. Da die Länge jedes zehntel Grades noch etwa 8 cm. beträgt, so kann man mit der Lupe noch die tausendstel Grade mit Sicherheit schätzen.

Zu jeder Gefrierpunkts-Ermittlung wurden 15 cm^3 Saft gebraucht. Diese Quantität genügt nur das Quecksilberreservoir des Thermometers vollständig in die Flüssigkeit unterzutauchen.

---

1) Sprecher, A. — Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* L. et *Rumex acetosa* L. Ann. des Sc. nat. Paris, 9. série, 1913, t. XVII, 17, p. 255—352.

Bei der Ausführung jeder Bestimmung sieht man am Anfang das Quecksilber des Thermometers weit unter den eigentlichen Gefrierpunkt der Lösung fallen; dies ist namentlich dann der Fall, wenn die Gefriersubstanz eine zu grosse Kälte aufweist. Wenn die Ausscheidung von Eiskrystallen in der zu untersuchenden Lösung beginnt, so steigt das Quecksilber plötzlich, indem beim Gefrieren die latente Schmelzwärme der Lösung frei wird. Endlich erreicht die Temperatur ein Maximum und bleibt dabei einige Augenblicke stehen. Diese Temperatur wird am Thermometer abgelesen und nachdem sie mit der Gefriertemperatur destillierten Wassers korrigiert worden ist, kann sie als Gefrierpunkt der betreffenden Lösung betrachtet werden. Hat starke Unterkühlung statt gefunden, d. h. ist die Lösung durch Ausfrieren von Wasser zu konzentriert geworden, dann wird ein zu tiefer Gefrierpunkt gefunden.

Um die Fehler, die sich bei Unterkühlung in die Bestimmungen einschleichen können, zu vermeiden, gab ich nach Ermittlung der ungefähren Gefriertemperatur bei allen ferneren Bestimmungen wenn die Temperatur schon einige zehntel Grade unter die mutmassliche Gefriertemperatur gefallen war, ein winziges Stückchen Eis durch den kleinen, schrägen Seitenarm der Probierröhre zu der Lösung hinzu, was sofort das Gefrieren auslöst.

Um die Trockensubstanz des Saftes, sowie den Gehalt an organischen und mineralischen Bestandteilen zu bestimmen, wurden von jeder Nummer zweimal 30 cm^3 Saft mit der Pipette abgemessen und in Porzellanschalen gebracht — Platinschalen standen mir nicht zu Verfügung. Auf dem Wasserbade wurden die Säfte zunächst eingedampft und dann im Vakuumtrockenschrank bei 100° C. bis zum konstanten Gewicht weiter getrocknet.

Die Verbrennung der Trockensubstanz geschah im Muffelofen. In kurzer Zeit wurde bei diesem Verfahren eines vorsichtigen Verbrennens ganz weisse oder etwas gelbliche Asche erhalten. Nach Abkühlung der Schalen im Exsiccator wurden sie wieder gewogen. Die Differenz zwischen dem Trockensubstanzgewicht und der Aschenmenge gibt an, wieviel organische Stoffe im Saft vorhanden waren.

REU

In der folgenden Tabelle in

1) Versuche mit gesunde Pflanzen.

Datum.	Tagesstunden.	Anzahl der Versuchspflanzen.	Gewicht der zum Auspressen gebrachten Pflanzensubstanz.	Menge des erhaltenen Saftes in cm³.	Gefrierp Δ.
22. Juni	8 Uhr morgens	4 gesunde	400	310	0,66
id.	1 » nachmittags	id.	400	305	0,82
id.	5 » abends	id.	400	285	0,77
24. Juni	8 Uhr morgens	6 gesunde	420	325	0,67
id.	1 » nachmittags	id.	420	305	0,85
id.	5 » abends	id.	420	300	0,82
				Mittel	0,76

2) Versuche mit mosaïkkranken Pflanzen.

Datum.	Tagesstunden.	Anzahl der Versuchspflanzen.	Gewicht der beim Auspressen verwendeten Pflanzensubstanz.	Menge des erhaltenen Saftes in cm³.	Gefrierp Δ.
22. Juni	8 Uhr morgens	4 kranke	400	320	0,66
id.	1 » nachmittags	id.	400	311	0,82
id.	5 » abends	id.	400	300	0,76
24. Juni	8 Uhr morgens	6 kranke	420	315	0,67
id.	1 » nachmittags	id.	420	330	0,84
id.	5 » abends	id.	420	300	0,82
				Mittel	0,76

A'E.

e Befunde zusammengestellt.

)smotischer luck in trosphären, *P.*	Trockensubstanz des Saftes, in gr. per Liter, *rs.*	Organische Substanz des Saftes, in gr. per Liter, *ro.*	Mineralsubstanz des Saftes, in gr. per Liter, *C.*	Mittleres Molekulargewicht, *pm.*
7,99	37,53	28,840	8,690	105,20
9,98	47,06	37,500	9,560	105,52
9,32	48,43	38,504	9,926	116,35
8,18	38,78	32,014	6,766	106,12
0,38	51,32	40,970	10,350	110,65
0,00	53,42	44,357	9,063	119,64
9,31	46,09	37,031	9,59	110,58

)smotischer luck in trosphären, *P.*	Trockensubstanz des Saftes in gr. per Liter, *rs,*	Organische Substanz des Saftes in gr. per Liter, *ro.*	Mineralsubstanz des Saftes in gr. per Liter, *C.*	Mittleres Molekulargewicht, *pm.*
7,99	36,400	27,485	8,915	102,03
0,01	46,570	35,980	10,590	104,17
9,20	43,436	33,370	10,066	105,73
8,19	38,440	30,587	7,853	105,04
0,28	49,573	38,700	10,873	108,02
0,00	50,796	40,650	10,146	113,76
9,28	44,202	34,462	9,74	106,45

Was geht aus diesen Zahlen hervor? Erstens, dass der Gefrierpunkt und damit die Konzentration des Saftes gesunder und mosaïkkranker Tabaksflanzen ungefähr gleich ist. Die gefundenen Unterschiede sind derart, dass man von einer Differenz wirklich nicht sprechen kann. Wie vorauszusehen war, ist der Druck bei beiden Kategorien am Morgen am kleinsten, nimmt dann bis um 1 Uhr ungefähr um zwei Atmosphären zu und sinkt dann wieder langsam im Laufe des Nachmittags. Um 5 Uhr ist er noch nicht viel niedriger als um 1 Uhr. Dieses Zu- und Abnehmen des osmotischen Druckes ist bei gesunden und kranken Pflanzen identisch.

An sonnigen und namentlich windigen Tagen ist die Konzentration der Säfte in den Pflanzen natürlich grösser, und auch dann betragen sich die mosaïkkranken Pflanzen wie die gesunden.

Ich hatte dieses Resultat nicht erwartet und hoffte bei den gesunden Tabaksstanden eine grössere Konzentration, einen höheren osmotischen Druck zu finden, da ich nach dem, was Pantanelli und andere bei albikaten Pflanzenteilen gefunden haben, bei mosaïkkranken Tabak eine gewisse Stoffarmut glaubte voraussetzen zu können.

Die Bestimmungen der Trockensubstanz und ihrer organischen Bestandteile weisen nun in der Tat auf ein Aermerwerden der mozaïkkranken Pflanzen hin. Dass wir nicht grösseren Unterschieden begegnen, mag, wie schon angedeutet worden ist, in der geringen Heftigkeit der Krankheit liegen. Ohne Ausnahme zeigen die kranken Pflanzen weniger Trocken- und weniger organische Substanz als die zur gleichen Zeit ausgepressten, gesunden Tabaksstanden. Die Befunde Hunger's [1]) sind dadurch teilweise bestätigt.

Da es sicher ist, dass bei den mosaïkkranken Pflanzen die Chlorophyllkörner in Mitleidenschaft gezogen sind, so ist eine mangelhafte Assimilation und daher gehinderte Produktion organischer Substanz durchaus selbstverständlich.

---

1) Hunger, F. W. T. — Bemerkung zur Woods'schen Theorie über die mosaïkkrankheit des Tabaks. Bull. de l'Institut botanique de Buitenzorg, Nr. XVII, 1903.

Sowohl Trocken- als organische Substanz nehmen bis Nachmittags bedeutend zu, dann von 1 Uhr bis 5 Uhr Abends nur noch langsam, ja, bei den kranken Pflanzen, während des bewölkten Tages untersucht, treffen wir sogar eine Abnahme. Wie diese Abnahme zu interpretieren ist, bleibt mir unklar. Möglicherweise liegt ein Untersuchungsfehler vor, denn bei allen andern Zahlen dieser beiden Rubriken (*rs* und *ro*) variieren die in den Säften gesunder und kranker Pflanzen aufgelösten Substanzen in der angegebenen Weise.

Für die mineralischen Bestandteile der Zellsäfte liegt die Sache etwas anders. Ohne Ausnahme zeigen die mosaïkkranken Pflanzen mehr anorganische Salze als die gleichzeitig ausgepressten gesunden. Da die mineralischen Substanzen im Allgemeinen ein kleineres Molekulargewicht aufweisen, und infolgedessen in geringerer Konzentration denselben osmotischen Druck auszuüben vermögen wie organische Stoffe höherer Konzentration, so ist es begreiflich, dass die kranken Pflanzen mit weniger organischer Substanz, aber mehr Mineralsalzen ungefähr den gleichen osmotischen Druck in ihren Geweben produzieren können, wie die gesunden. Die 44,202 gr. Trockensubstanz, die durchschnittlich bei den kranken Pflanzen in einem Liter Wasser aufgelöst waren, würden im Verhältnis zur durchschnittlichen Trockensubstanz der gesunden Pflanzen bloss einen Druck von 8,9 Atmosphären ausüben. Tatsächlich haben sie aber einen osmotischen Effekt von 9,3 Atmosphären.

Eine reichlichere Absorption der Bodensalze ist aber offenbar nicht die Ursache der Mosaïkkrankheit, sondern eine Wirkung derselben, d. h. eine Folge mangelhafter Assimilation. Die Pflanze besitzt in ihren Wurzeln einen feinen Regulateur, welcher je nach Umständen die Aufnahme der mineralischen Substanzen varieren kann. Eine ungestörte, reiche Assimilation liefert der Pflanze viel organische Substanzen, die zur Turgescenz der Zellen beitragen solange sie nicht zum Aufbau der Zellwände und des Protoplasmas verbraucht werden. Sind nicht genug organische Substanzen vorhanden, um die nötige Gewebespannung aufrecht zu erhalten, so rufen die Zellen nach mehr

Bodensalzen; und sind in letzteren höchst notwendige Elemente wie Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Kalium in zu geringer Menge gegenwärtig, so greift die Pflanze nach mehr Kalk oder Kieselsäure.

Gewöhnlich fällt der grösste Mineralsalz-Gehalt der Säfte mit dem grössten osmotischen Druck und der stärkten Transpiration der Pflanzen zusammen. Um 1 Uhr fanden sich pro Liter Wasser am meisten Aschensubstanzen in den Tabakspflanzen. Im Laufe des Nachmittags nahmen sie langsam ab, während die organischen Bestandteile bis Abends zunahmen — jedenfalls solange als Assimilation stattfinden kann — um dann im Laufe der Nacht sich wieder zu vermindern. Aufs Neue betrugen sich die kranken Pflanzen nicht anders als die gesunden, nur ist das Verhältnis zwischen organischer und anorganischer Substanz bei letzteren überall grösser. Bei intensiver Transpiration an hellen, windigen Tagen ist dieses Verhältnis am kleinsten, an bewölkten Tagen bleibt es mehr konstant.

Da bei ungefähr demselben Gefrierpunkt die Säfte gesunder Pflanzen pro Liter Wasser durchschnittlich ca 2 gr. mehr Bestandteile aufgelöst zeigen als gleichzeitig untersuchte, gleichalterige kranke Pflanzen, so erhalten wir bei ersteren ein grösseres, mittleres Molekulargewicht; bei den kranken Pflanzen wäre also das Molekül kleiner. Selbstverständlich kann diese Molekulargewichtsbestimmung der in den Säften aufgelösten Substanzen keinen Ausspruch auf Genauigkeit machen; die Sache ist viel komplizierter als es bei diesen Zahlen zum Ausdruck kommt. Aber dass bei den gesunden Pflanzen infolge besserer Assimilation das Molekül grösser wird, ist wohl selbstverständlich, und ebenso, dass die Dissoziation desselben dann am grössten sein muss, wenn die gelösten Assimilationsprodukte am meisten aus dem Saft verschwunden sind, was morgens früh der Fall ist, und zwar bei kranken wie bei gesunden Pflanzen.

Auch wenn wir im Hinblick auf die Arbeiten Dixon's und Atkins [1]) annehmen, die Säfte des untersuchten Tabaks seien

---

1) Dixon, H. H. und Atkins, W. R. G. — loc. cit.

in Wirklichkeit konzentrierter gewesen als es in meinen Versuchen zum Ausdruck gekommen, so ist trotzdem die Konzentration keine grosse, und es ist bekannt, dass Pflanzen mit verdünnten Säften weniger widerstandskräftig sind.

Hunger[1]) hat meines Wissens zuerst darauf hingewiesen, dass die Mosaïkkrankheit hauptsächlich dünnblättrigen Tabak befalle, und er klagt die zu Gunsten dünnblättrigen Tabaks arbeitende Selection an, dass sie der Mosaïkkrankheit Vorschub leiste. Petch[2]) bestätigt die Ansicht Hunger's, wenn auch nicht bei selectiertem aber trotzdem sehr dünnblättrigem Tabak. Auch ich muss Hunger Recht geben, und ich stelle mir vor, die Säfte eines fettigen, dickblättrigen Tabakes würden im Liter Wasser mehr als 50 gr. Trockensubstanz aufweisen.

Es ist frappierend, dass bei dünnblättrigem, an Drüsenhaaren armem Tabak, wie z. B. dem japanischen *Hatano* oder dem ungarischen *Bajesi*, die Mosaïkkrankheit am heftigsten auftritt, namentlich bei ersterem, bei *Deli* und *Kedoe* schon weniger, bei *Canarie* und *Florida* noch weniger, beim bartlosen, herzblättrigen *Javatabak* am allerwenigsten und endlich beim dickblättrigen Bauerntabak (*Nicotiana rustica*) gar nicht mehr. Die Krankheit kommt oft plötzlich zum Vorschein, so z. B., wenn nach andauernder Trockenheit die mit Tabak bepflanzten Sawahs aus Not bewässert werden. Die Feuchtigkeit des Bodens, seine Filtrationsfähigkeit und Durchlüftung spielen sicherlich beim Zustandekommen der Mosaïkkrankheit eine vorwiegende Rolle.

Nach dem, was mich die Kryoskopie der Säfte gelehrt hat, erkläre ich die Sache so: die Pflanze, welche während der Trockenheit im Wachstum beinahe stille gestanden hat, beginnt nach reichlicher Wasserzufuhr und bei grosser Wärme sehr schnell zu wachsen. Es scheint aber zum normalen Aufbau zu wenig organisches Material vorrätig zu sein. Zu schnelles Wachstum ist der Gesundheit und Kraft eines Organismus nicht vorteilhaft. Die Gefässbündel und parenchymatischen Gewebe

1) Hunger, F. W. T. — loc. cit.

2) Petch, T. — Diseases of tobacco in Dumbara. Circ. and agric. Journ. of the Roy. Bot. Gardens, Ceylon, Vol. IV, Nr. 7, Oct. 1907.

der Pflanze kommen wohl zustande, aber das Protoplasma und die Chlorophyllkörner — kurz gesagt, der organische Inhalt der Zellen wird mangelhaft ausgebildet, während die für den Stoffwechsel nötigen Enzyme, diese dienstbaren Geister des Zell-Laboratoriums, doch in der Zelle gegenwärtig sind un aus Mangel an reduzierenden Substanzen, wodurch sie im Zaume gehalten werden, greifen sie schliesslich Protoplasma und seine Plastiden an und bauen sie ab. Aus dienstbaren Geistern werden sie zu Zerstörern, und es wird schwierig, ihnen entgegen zu arbeiten. So wird die Pflanze arm und vor der Zeit alt. Der für die Anpassung an äussere Umstände für einen Organismus äusserst wichtige Metabolismus der Zelle, d. h. ihre Veränderungsmöglichkeit, leitet unter dem Einfluss ungünstiger, äusserer Bedingungen die molekülaren Bewegungen, die Assoziation und Dissoziation, wie sie durch Absorption der Bodenlösung, durch Respiration, Transpiration und Assimilation der Pflanze zustande kommen. in verkehrte Bahnen. Doch damit bin ich ins Gehege Woods gekommen und will mich im Gebiet der Hypothesen nicht weiter verirren.

Resumierend können wir sagen: Mosaïkkranke Tabakspflanzen geben Säfte, welche ungefähr den gleichen Gefrierpunkt und daher den gleichen osmotischen Druck zeigen wie die Säfte gleichzeitig ausgepresster und auf der gleichen Entwicklungsstufe stehender, gesunder Pflanzen. Nur sind die Molekulargewichte der in den Säften aufgelösten festen Substanzen bei ersteren kleiner als bei letzteren, was mit dem geringeren Gehalt an organischen und einem Mehr an mineralischen Stoffen der Säfte kranker Pflanzen zusammenhängt.

PERIODISCHE ERSCHEINUNGEN BEI DEN BLÜTEN DES DENDROBIUM CRUMENATUM LINDL.

VON

A. A. L. RUTGERS UND F. A. F. C. WENT.

Mit Tafel XVIII—XXII.

Einer von uns hat vor mehreren Jahren eine kurze Notiz veröffentlicht [1]), worin einige Beobachtungen mitgeteilt wurden über das eigentümliche Verhalten der kleinen epiphytischen Orchidee Dendrobium crumenatum. Es wurde dort hervorgehoben, dass diese auf den Sunda-Inseln sehr verbreitete Art eine eigentümliche Periodizität des Blühens zeigt, derart dass viele Blüten sich an einem selben Tage öffnen und — da die Blütezeit nur einen Tag währt — am nächsten Tag die ganze Blütenpracht verschwunden ist. In Buitenzorg, wo das Dendrobium sehr allgemein ist, macht sich deshalb dieses eigentümliche Verhalten auffallend bemerkbar; es muss hinzugefügt werden auch durch den Geruch, da die Blüten des Dendrobium crumenatum ein sehr feines Aroma verbreiten. Dann tritt eine Ruhezeit ein, welche meistens mehrere Wochen dauert, während man dann auf einmal wieder simultan ein allgemeines Blühen an einem und demselben Tage beobachtet. Weiter wurde darauf hingewiesen, dass das Blühen an verschiedenen Orten Java's nicht immer an demselben Tage stattfindet, dass zweitens die Ruhezeit zwischen zwei Blütenentfaltungen nicht constant ist

---

1) F. A. F. C. WENT, Die Periodicität des Blühens von Dendrobium crumenatum Lindl. Ann. d. Jard. Botan. de Buitenzorg. Supplément II, Leide 1898, p. 73—77.

und dass drittens die Beobachtungen auf Java ebenso wie diejenigen in europäischen Gewächshäusern darauf hindeuten, dass äussere Umstände die Dauer der Ruhezeit beeinflussen.

Die Sache bildet seit der Zeit ein Studienproblem des Utrechter botanischen Instituts und als der andere von uns eine Stellung in Buitenzorg erhielt, fing derselbe dort eine Reihe von Beobachtungen an, während zugleicherzeit Material nach Utrecht geschickt wurde, welches hier näher untersucht wurde. Wenn wir nun auch jetzt noch nicht zu einem vollkommen abgeschlossenen Urteil kamen, so mag hier dennoch schon eine Zusammenfassung der erhaltenen Resultate gegeben werden, und zwar besonders deshalb weil das Verhalten von Dendrobium crumenatum vielleicht einiges Licht werfen kann auf die Periodizitätserscheinungen bei Pflanzen überhaupt, welche in letzter Zeit durch die Untersuchungen von Johannsen, Molisch, Klebs, Volkens, Simon u. A. wieder in den Vordergrund der wissenschaftlichen Interessen gebracht wurden [1]). Ob die Resultate bei Dendrobium crumenatum erhalten verallgemeinert werden dürfen, lässt sich ja nicht sagen, vielleicht wird überhaupt zu viel generalisirt, wo wir noch über viel zu wenig sicher festgestellte Tatsachen verfügen. Jedenfalls aber ist eine Pflanze, welche verschiedene Male im Jahre ihre Blüten öffnet, für die Untersuchung nach einer eventuell vorhandenen inneren Periodizität sehr geeignet.

Es mag noch einmal kurz daran erinnert werden, dass jeder Spross dieser Dendrobiumart gewöhnlich im basalen Teile zu einer Scheinknolle verdickt ist, welche etwa drei Internodien umfasst, indem basalwärts öfters noch einige nicht verdickte Internodien die Verbindung mit dem Rhizom bilden. Während dieser ganze basale Teil scheidenförmige Niederblätter trägt, findet man dann den unverdickten Stengel mit halbfleischigen

---

1) Auf die weitere Literatur wird hier nicht eingegangen werden, da dieselbe in letzter Zeit schon verschiedentlich behandelt wurde und eine Besprechung uns jetzt zu weit auf Abwege führen würde. Eine vorläufige Mitteilung über unsere Beobachtungen wurde publizirt in Proceedings Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, vom 25 September 1915. Vol. *XVIII*.

von Blattscheiden versehenen Laubblättern und endlich apicalwärts wieder scheidenartige Hochblätter mit Axillarknospen, welche sich zu Blütenständen entwickeln (man vergleiche die Figuren 1 bis 5); bisweilen gehen auch gewöhnliche Laubsprosse aus diesen Knospen hervor. Die Partialblütenstände bringen gewöhnlich nur je eine Blüte zugleicherzeit zur Entfaltung (vergl. Fig. 3). Es sieht dann aus als wenn die ganze Achselknospe sich zu einer Blüte entwickelte, indessen eine nähere Betrachtung belehrt bald eines Besseren. Erstens findet man bisweilen zwei oder selbst drei Blüten in derselben Achsel zugleicherzeit geöffnet (Fig. 1 und 2); aber dann kann auch in derselben Achsel sich später wieder eine Blüte entwicklen, sodass man hier unzweifelhaft sieht, dass es seitliche Blüten des Achselsprosses sind welche sich succedan entfalten. Ueber solche Blütenstände wurde schon verschiedentlich diese Meinung geäussert, z. B. von KRÄNZLIN [1]): „Meines Erachtens liegen auch „hier laterale Trauben vor, welche nur die beiden Abweichungen „zeigen, dass die Achse unentwickelt geblieben ist und dass „die Blüten succedan erscheinen. Das letztere lässt sich ge„legentlich bei den wenigen Aporum-Species, welche sich in „unsere Kulturen verirren, beobachten; der Schluss ist dem„nach zulässig, dass es sich auch bei den anderen Arten ebenso „verhalten wird. Einigermassen wird diese Annahme auch ge„stützt durch D. crumenatum und Verwandte, welche an den „oberen blattlosen Teilen des Stammes Knäuel spreublättriger „Deckblätter tragen, zwischen denen man ausser den Blüten „Knospenanlagen sehen kann. Auch bei dieser Art ist stets nur „eine Blüte an jedem Knäuel geöffnet und das succedane Auf„blühen sicher festgestellt." Wie schon hervorgehoben wurde, findet man bisweilen zwei oder sogar drei Blüten an einem Knäuel geöffnet, sodass der letzte Satz einige Beschränkung erleiden muss. Uebrigens kommen wir unten noch auf den Blütenstand zurück.

Aus der Betrachtung z. B. der Fig. 3 geht auch schon hervor,

1) FR. KRÄNZLIN. Orchidaceae-Monandreae-Dendrobiinae. Pars I in Engler's Pflanzenreich Heft 45, Leipzig 1910, S. 5.

dass nicht jede Achselknospe bei einer periodisch wiederkehrenden Blüteperiode eine Blüte zur Entfaltung bringt; oft sind es deren nur ganz vereinzelte, bisweilen blüht nur eine einzige Blüte an einer ganzen Pflanze. Es fragt sich nun gleich, ob bei jeder Blütenentfaltung immer dieselben Partialinfloreszenzen Blüten hervorbringen, oder ob event. stets dieselbe Kombination von Sprossen blüht. Um darüber Sicherheit zu erhalten wurden einige Pflanzen in den Gewächshäusern des Utrechter Botanischen Gartens genau skizzirt und jedesmal angegeben wo sich eine Blüte entfaltete. Es blühten z. B. am 16ten August 1899 an 22 Sprossen 42 Blüten, am 9ten Oktober 1899 20 Blüten, wovon 8 an denselben Partialblütenständen welche auch am 16ten August geblüht hatten; am 8ten August 1900 entfalteten sich an diesen Pflanzen 43 Blüten und zwar 10 an denselben Blütenständen wie am 16ten August 1899, 9 an Blütenständen vom 9ten Oktober 1899. Hieraus geht schon hervor, dass sich keine Regel aufstellen lässt, noch besser aber wird das erhellen bei Betrachtung der Figuren 6 bis 8, welche schematisch einige Sprosse mit den Blüten darstellen, letztere durch Ziffern angedeutet. Fig. 6 gibt eine Pflanze, welche am 3ten Juni 1899 9 Blüten zur Entfaltung brachte, (mit der Ziffer 1 angedeutet), am 16ten August desselben Jahres deren ebenfalls 9 (mit der Ziffer 2 bezeichnet); wie man sieht sind es mit zwei Ausnahmen jedesmal andere Achselsprosse welche Blüten hervorbringen. Fig. 7 ist die Abbildung eines Sprosses, welcher am 9ten Oktober 1899 eine Blüte trug (1), am 13ten April 1900 2 Blüten (2), am 16ten Mai 1900 eine Blüte (3), am 8ten August 1900 4 Blüten (4); hier finden sich Kombinationen von 1/4, 2/4 und 3/4. Endlich Fig. 8: am 16ten August 1899 waren 10 Blüten geöffnet, in der Figur mit der Ziffer 1 angedeutet, am 9ten Oktober deren 4 (mit 2 bezeichnet); hier gehörten diese 4 alle zu Blütenständen welche auch das vorige Mal eine Blüte zur Entfaltung hatten kommen lassen. Aus diesen Beobachtungen geht wohl schon klar hervor, dass man jedenfalls nicht von einer inneren Notwendigkeit reden kann, womit an bestimmten Stellen dieser Pflanzen immer wieder Blüten zur Entfaltung gelangen würden;

es sind im Gegenteil of sehr verschiedene Sprosse, welche blühen, ja, wie sich gleich herausstellen wird, findet man auch nicht an allen Pflanzen bei jeder Blüteperiode Blüten.

Bevor aber diese letztgenannte Frage diskutirt wird, muss etwas genauer angegeben werden, was hier unter Periodizität zu verstehen ist. Liegen regelmässige Zeitabschnitte zwischen den aufeinander folgenden Blütenentfaltungen? Das dem in den europäischen Gewächshäusern nicht so ist, wurde früher schon hervorgehoben und es wird sich auch aus dem weiteren Verlauf dieser Abhandlung nochmals zeigen, dass in Europa während des Winters keine Blüten sich entfalten und dass auch übrigens die Zeiten zwischen den verschiedenen Blütenperioden recht ungleich sein können. Wie verhält es sich damit aber im Heimatlande des Dendrobium crumenatum? Darüber kann unterstehende Tabelle I uns aufklären, worin die verschiedenen Blütetage in Buitenzorg verzeichnet sind, und zwar von 1893 bis 1897 nach Aufzeichnungen des Herrn Dr. J. J. Smith, welche dieser so freundlich war zu unserer Verfügung zu stellen, vom Dezember 1911 bis zum Dezember 1912 von einem von uns beiden aufgenommen.

Tabelle I.

Datum.	Blüte.	Datum.	Blüte.
24 — X — 1893	sehr reichlich	3 — VII — 1895	sehr wenig
11 — I — 1894	nicht viel	1 — X — 1895	viel
1 — III — 1894	wenig	1 — XI — 1895	ziemlich viel
5 — IV — 1894	ziemlich viel	16 — XII — 1895	ziemlich viel
7 — V — 1894	wenig	4 — II — 1896	viel
15 — VI — 1894	wenig	2 — III — 1896	ziemlich viel
7 — IX — 1894	wenig	16 — IV — 1896	ziemlich viel
17 — IX — 1894	ziemlich viel	19 — VII — 1896	viel
17 — X — 1894	reichlich	25 — VIII — 1896	viel
8 — XI — 1894	sehr wenig	23 — IX — 1896	ziemlich viel
24 — XI — 1894	ziemlich viel	13 — XI — 1896	sehr reichlich
20 — XII — 1894	viel	24 — I — 1897	ziemlich viel
1 — III — 1895	viel	12 — II — 1897	ziemlich viel
8 — IV — 1895	wenig	23 — IV — 1897	ziemlich viel
20 — V — 1895	viel	26 — V — 1897	ziemlich viel
31 — V — 1895	ziemlich viel	30 — V — 1897	wenig

Datum.	Blüte.	Datum.	Blüte.
14 — XII — 1911	reichlich	29 — V — 1912	viel
21 — I — 1912	sehr reichlich	25 — VIII — 1912	viel
? — III — 1912	wenig	29 — IX — 1912	sehr viel
10 — IV — 1912	sehr wenig	10 — XI — 1912	wenig
20 — IV — 1912	ziemlich viel	31 — XII — 1912	sehr wenig
9 — V — 1912	viel		

Irgend eine regelmässige Periodizität lässt sich hier nicht herausfinden; die Zeitdauer zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blüteperioden war im Minimum einmal 4 Tage, zweimal 10 Tage, im Maximum 88, 90, 94 Tage. Es scheinen mehr Blüten zur Entfaltung zu kommen im regnerischen Westmonsun als wie im trockenen Ostmonsun; indessen ist der Unterschied zwischen den Monsunen in Buitenzorg wenig ausgeprägt und im Zusammenhang damit findet man auch öfters Blüten in den „trockenen" Monaten Mai, Juni, Juli, August und September.

Um eine genauere Einsicht darüber zu erhalten ob alle Dendrobiumflanzen dieselbe Periodizität besitzen wurden eine Reihe von Beobachtungen angestellt. Eigentlich war die Frage ja schon entschieden und zwar im verneinenden Sinne durch die oben erwähnte genaue Ermittlung derjenigen Sprosse welche in 1899 und 1900 im Utrechter Gewächshaus Blüten trieben. Indessen wurde die Frage doch auch allgemeiner beantwortet. Am 24ten Dezember 1911 wurden 124 Pflanzen von Dendrobium crumenatum, welche fast alle an diesem Tage blühten, in Buitenzorg gesammelt und in einem Garten an verschiedene Stellen verpflanzt. N⁰. 1—24 wurden an einer sonnigen Stelle an einem Canariumbaum befestigt, N⁰. 25—46 an einem anderen Canariumbaum an einer schattigen Stelle, N⁰. 47—57 an einer nicht näher bestimmten baumartigen Leguminose ebenfalls im Schatten, N⁰. 58—72 im schweren Schatten an einer Oelpalme, N⁰. 73—78 an einer Hecke ziemlich sonnig befestigt. Die übrigen Pflanzen wurden auch an diesen Zaun afgehängt; da sie aber später nach Utrecht geschickt wurden und dort weiter gezogen, werden sie in einer gesonderten Tabelle erwähnt werden. Die

Pflanzen an den Canariumbäumen entwickelten sich am üppigsten und bildeten die meisten Luftwurzeln, diejenigen an der Oelpalme gingen fortwährend zurück, indem sie offenbar in den Achseln der Blattbasen nicht genügend Stütze fanden.

In Tabelle II sind nun gesondert für jede Pflanze die Anzahl der geöffneten Blüten angegeben an den verschiedenen Blütetagen; nur für zwei von diesen Perioden, eine Anfang März und die zweite am 10ten November konnte nichts anderes ermittelt werden als ein schwaches Blühen, da derjenige von uns, der diese Beobachtungen ausführte damals nicht in Buitenzorg verweilte; diese Tage sind also in der Tabelle nicht weiter erwähnt.

Tabelle II.

Nummer.	21. I.	10. IV.	20. IV.	9. V.	29. V.	25. VIII.	29. IX.	31. XII.
1	30	—	—	35	10	12	20	—
2	20	—	10	12	10	—	30	—
3	26	—	33	10	22	1	40	—
4	—	—	—	4	—	4	4	—
5	30	—	—	40	2	15	30	—
6	6	—	12	3	13	5	15	—
7	—	—	2	—	6	—	20	—
8	6	—	10	12	4	—	25	—
9	2	—	—	1	—	8	25	—
10	40	—	24	50	28	75	25	—
11	20	—	1	—	15	20	18	25
12	40	—	40	8	35	—	40	—
13	27	—	—	22	3	8	10	—
14	3	—	—	—	—	—	5	—
15	7	—	2	25	60	—	40	—
16	10	—	—	10	6	15	9	—
17	4	—	2	—	10	5	8	—
18	13	—	14	4	20	4	23	—
19	1	—	—	10	?	—	7	—
20	16	—	12	4	11	—	30	—
21	10	—	—	8	5	3	43	—
22	14	—	—	—	—	1	3	—
23	7	4	8	2	11	5	11	—
24	4	—	1	4	—	4	13	—
25	—	—	—	—	4	35	1	1
26	3	—	—	2	—	—	2	—
27	6	—	—	—	2	2	7	—
28	—	—	—	—	2	4	4	—
29	1	—	—	—	—	—	—	—

Nummer.	21. I.	10. IV.	20. IV.	9. V.	29. V.	25. VIII.	29. IX.	31. XII.
30	20	3	—	10	—	40	7	1
31	6	—	—	2	2	6	1	—
32	—	—	—	—	—	4	3	—
33	15	—	1	4	3	8	3	—
34	—	—	—	—	—	—	—	—
35	1	—	4	—	—	—	—	—
36	1	—	—	—	2	2	—	—
37	18	—	24	5	6	25	3	—
38	10	—	4	—	—	20	4	—
39	5	—	6	—	—	5	10	—
40	25	—	6	4	—	25	—	—
41	25	—	—	28	5	30	8	—
42	—	—	—	—	—	—	—	—
43	3	—	—	—	1	2	4	—
44	15	—	—	18	3	55	—	—
45	—	1	1	—	10	—	2	—
46	1	—	—	—	—	3	—	—
47	3	—	1	1	2	4	2	—
48	2	—	—	—	2	—	15	—
49	4	—	2	—	—	3	8	3
50	9	—	—	5	8	—	13	—
51	7	—	1	4	1	6	8	—
52	1	—	30	7	4	30	7	—
53	3	—	—	—	—	—	10	—
54	12	—	17	—	12	30	5	—
55	4	—	—	5	7	15	—	—
56	6	—	12	10	5	—	9	—
57	30	—	?	?	12	?	35	—
58	1	—	—	—	2	—	—	—
59	?	—	—	—	—	1	—	—
60	—	—	—	—	—	—	—	—
61	—	—	—	—	—	—	—	—
62	—	—	—	8	—	4	—	—
63	17	—	—	—	1	—	—	—
64	7	—	—	—	2	—	—	—
65	5	1	—	—	—	7	3	—
66	8	1	6	2	36	40	12	—
67	4	1	—	—	—	1	4	—
68	4	—	—	—	2	27	9	—
69	1	1	—	5	—	2	1	—
70	7	—	—	—	—	32	4	—
71	1	1	—	—	4	3	—	—
72	—	—	—	—	—	—	—	—
73	4	—	—	—	2	—	—	—
74	3	—	—	—	—	—	1	—
75	4	—	2	—	2	6	1	—
76	—	—	—	2	5	—	—	—
77	—	—	—	2	1	7	—	—
78	—	—	—	—	—	—	—	—

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass an bestimmten Tagen die grosse Mehrzahl der Pflanzen geblüht hat; man beachte z. B. 21 Januar wo nur 15 Pflanzen nicht blühten, oder 29 September wo es nur 22 nichtblühende Exemplare gab. Eben solche Tage haben natürlich die Aufmerksamkeit auf die ganze Erscheinung hingelenkt; jedenfalls würde Niemand darauf geachtet haben, wenn es sich immer so verhielt wie am 10ten April oder am 31ten Dezember, wo resp. 8 und 4 Pflanzen wenige Blüten hervorbrachten (nur N°. 11 hatte am 31ten Dezember 25 Blumen). Uebrigens sieht man, dass alle nur denkbaren Kombinationen des Blühens gefunden werden. Es gibt Pflanzen, welche fast an jedem Blütetag ihre Knospen zur Entfaltung gebracht haben, z. B. N°. 3, 6, 10, 18, u. s. w.; andere welche fast nie blühten, wie N°. 29, welche nur am 21ten Januar eine einzige Blüte hervorbrachte, N°. 42, 60 und 72, welche in dem ganzen Jahr keine einzige Blüte trugen, N°. 53, welche am 21ten Januar 3 und dann wieder am 29ten September 10 Blüten trieb, u. s. w. Dann ersieht man auch bald, dass gewisse Pflanzen scheinbar eine grosse Disposition zur Bildung von Blüten besitzen, indem sie fast jedesmal sehr reichlich blühen, z. B. N°. 10, andere bringen immer nur eine oder ganz wenige Blumen, auch wenn diese fast zu jeder Blütenperiode erscheinen, man beachte z. B. N°. 47.

Die N°. 1—24 machen den Eindruck als wenn sie reichlicher blühten wie die übrigen Pflanzen; daran mag der Standort seinen Teil haben, da dieser sonniger war und infolgedessen diese Exemplare sich überhaupt kräftiger entwickelten. Der Unterschied fällt besonders in die Augen, wenn man die Blütezeit vom 21ten Januar nicht mitrechnet; hier ist er nämlich kaum bemerklich, was kein Wunder nehmen darf, da die Pflanzen hier erst einen Monat an ihrem neuen Standort verbracht hatten; später ist der Unterschied dagegen oft sehr auffallend. Statistisch lässt sich das Material nicht verwerten, dazu ist es zu ungleich und auch die Anzahl der Pflanzen ist zu klein. Deshalb ist auch ein Vergleich mit der letzten Serie (N°. 73—78), welche ebenfalls an einem sonnigen Standort stand, nicht möglich,

weil es hier nur 6 Pflanzen betraf. Vielleicht lässt sich nur sagen, dass die Blüten*zahl* bestimmt wird durch den sonnigen oder schattigen Standort; z. B. war 25 August ein günstiger Tag für das Blühen der im Schatten sich entwickelnden Pflanzen, 29 September für diese ungünstig, dagegen ausserordentlich günstig für diejenigen Pflanzen, welche mehr Sonnenlicht erhalten hatten. Das kann auch hervorgehen aus der Tabelle III, wo die mittlere Blütenzahl für diejenigen Pflanzen, welche Blüten hervorgebracht haben, angegeben ist.

Tabelle III.

	25 August 1912.	29 September 1912.
Sehr sonniger Standort (24 Exemplare)	7,7	20,2
Schattiger Standort (33 Exemplare)	10,7	5,2
Sehr schattiger Standort (15 Exemplare)	7,7	2,2

N°. 79 bis 124 von den oben erwähnten Dendrobiumflanzen wurden zuerst in Buitenzorg kultivirt an der obengenannten Hecke und dann am 22ten Mai 1912 nach Utrecht geschickt, wo dieselben am 6ten Juli ankamen und dann im warmen Orchideenhause weiter gezogen wurden. Am 13ten Mai 1913 wurden sie in zwei Gruppen geteilt. N°. 79 bis 100 blieben an derselben Stelle, N°. 101 bis 124 kamen in das kalte Orchideenhaus, wo die Temperatur niedriger und die Feuchtigkeit auch viel geringer war; weil es sich aber zeigte, dass die Verhältnisse hier zu ungünstig waren, wurden sie am 4ten Dezember desselben Jahres wieder in das warme Orchideenhaus an ihrer früheren Stelle gebracht, während von da an N°. 79 bis 100 in das Vermehrungshaus kamen, wo die Temperatur im Winter ungefähr gleich hoch ist wie im warmen Orchideenhause, im Sommer aber niedriger, da das Haus weniger Sonnenschein erhält infolge seiner Lage an der Nordostseite das Gewächshauscomplexes.

In der folgenden Tabelle IV findet man für diese Pflanzen die Blütezeit und die Anzahl der dabei gezählten Blüten angegeben und zwar bis zum 9ten Mai 1912 in Buitenzorg, nachher in

Utrecht; von Mitte Juli 1915 an waren viele Knospen zur Untersuchung entfernt worden, welche sonst wohl zur Blüte gekommen wären; infolgedessen sind die Zahlen für 12/13 August 1915 zu niedrig. In der ersten Spalte sind die Nummern der Pflanzen verzeichnet, in den übrigen die Anzahl Blüten und zwar Spalte 2 am 21sten Januar 1912, 3 am 10ten April 1912, 4 am 20ten April 1912, 5 am 9ten Mai 1912, 6 am 9ten August 1912, 7 am 1sten September 1912, 8 am 10/11ten Mai 1913, 9 am 10ten Juni 1913, 10 am 11/12ten September 1913, 11 am 14ten Oktober 1913, 12 am 14/15ten April 1914, 13 am 2/4ten Mai 1914, 14 am 2/3ten Juni 1914, 15 am 1/2ten Juli 1914, 16 am 17/21sten September 1914, 17 am 19/22sten September 1914, 18 am 6/7ten April 1915, 19 am 3/4ten Mai 1915, 20 am 11ten Mai 1915, 21 am 22sten Mai 1915, 22 am 17/18ten Juli 1915, 23 am 12/13ten August 1915.

Tabelle IV.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
79	8	—	50	—	—	—	34	—	—	1	6	19	10	6	—	66	—	—	—	—	1	—
80	2	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—
81	10	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	7	—
82	8	—	16	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	7	—
83	2	—	—	1	—	—	2	—	—	1	2	1	1	1	—	9	1	—	6	—	16	—
84	15	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	5	—
85	1	—	8	12	1	—	3	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—
86	(150)	10	—	250	—	—	28	—	44	—	22	—	6	4	—	30	—	—	—	—	—	—
87	2	—	—	10	2	—	13	—	2	—	—	6	3	7	—	11	—	—	—	—	—	—
88	25	—	12	4	7	3	20	—	—	—	12	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
89	15	—	1	10	—	—	37	1	—	—	—	—	—	2	—	10	—	—	—	—	—	—
90	1	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
91	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
92	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
93	20	—	5	—	—	—	—	—	—	—	3	—	1	—	—	9	—	—	2	—	—	—
94	11	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	3	—	—	—	—	—	—
95	16	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
96	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3	—	—	4	—	21	—	—	1	—	—	—
97	6	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	5	—	2	—	9	—	—	—	—	—	—
99	?	?	?	?	1	—	1	—	—	—	5	—	—	—	—	9	—	—	1	—	—	—
100	?	?	?	?	1	—	12	—	—	—	7	2	2	—	—	6	—	—	—	—	—	—
101	7	—	2	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
102	—	—	—	3	15	—	12	—	—	—	2	8	—	2	—	—	—	—	—	3	—	1
103	30	10	1	45	2	—	9	—	—	—	—	7	—	69	94	—	1	123	—	—	—	149
104	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	3
105	4	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	2	—	5	—	—	—	—	—	—	—	2
106	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
107	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5	—	—	—	—	—	5	—	12
108	6	—	2	20	3	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
109	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
110	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
111	—	1	2	2	2	—	3	1	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
112	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
113	6	—	2	1	—	—	1	—	—	—	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
114	8	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
115	5	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
116	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	4	12	—	—	—	—	—	—	6
117	4	—	—	4	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
118	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	3	—	—
119	10	—	10	4	2	4	13	—	—	—	—	8	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—
120	5	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	4	—	3	4	—	—	—	—	—	—	3
121	16	—	3	6	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
122	2	1	—	8	2	4	20	—	—	—	—	18	—	12	4	—	—	1	—	—	—	—
123	?	?	?	?	2	—	14	—	—	—	3	1	—	7	6	—	—	—	—	11	—	27
124	?	?	?	?	—	—	3	—	—	—	2	3	—	16	5	—	—	4	—	7	—	24

Zu dieser Tabelle mag bemerkt werden, dass N°. 86 ursprünglich nicht aus Buitenzorg herkam, sondern aus Purbolinggo und dass die erste beobachtete Blütezeit mit 150 Blüten war 27 März 1912; übrigens waren die Blütezeiten wie oben angegeben. N°. 99, 100, 123 und 124 hatten ihre Nummer verloren bei der Reise von Buitenzorg nach Holland, daher konnten die Blütezeiten von Buitenzorg nicht angegeben werden. Pflanze N°. 103 wurde am 3ten Mai 1915 fotografirt, darauf beziehen sich die Figuren 1 und 2.

Eine genauere Betrachtung der Tabelle IV zeigt, dass die Dendrobiumpflanzen sich in den europäischen Gewächshäusern so verhalten wie in ihrer Heimat; nur stimmen die Blütetage nicht mit denen in Buitenzorg und überhaupt findet man in Europa nur Blüten in den Monaten April, Mai, Juni, Juli, August, September und Oktober. Weiter ist die Anzahl der blühenden Pflanzen ganz entschieden weit geringer als wie in Buitenzorg und es scheint auch alsob allmählich weniger Pflan-

zen ihre Blüten entfalten. Dabei ist die Anzahl der Blüten pro Pflanze oft sehr gering, wenn man das auch nicht allgemein sagen kann, wie z. B. die Nummern 79, 86 und 103 zu den reichlich blühenden Pflanzen gerechnet werden müssen. Viele Pflanzen blühen öfters, am Meisten N°. 83 zehnmal, N°. 79, 103, 123 und 124 achtmal, N°. 87 und 122 siebenmal, dagegenüber andere wieder sehr wenig: einmal (N°. 91, 97, 112, 117) oder gar nicht (N°. 92, 95, 106, 109). Die Vorgeschichte in Buitenzorg genügt nicht um anzudeuten, wie sich die Pflanzen im Gewächshaus verhalten haben; z. B. N°. 96 blühte in Buitenzorg gar nicht, in Utrecht fünfmal und zwar mit je 1, 3, 4, 21, und 1 Blüte, N°. 98 ebenfalls in Buitenzorg nicht, in Utrecht viermal mit je 2, 5, 2 und 9 Blüten. Man kann auch nicht sagen, dass es Pflanzen gibt, welche in Utrecht überhaupt nicht mehr zur Blütenbildung kommen, denn es zeigt sich ja, dass z. B. N°. 97 und 112 erst nach drei Jahren in Utrecht Blüten hervorgebracht haben. Auch in Utrecht hat es Tage gegeben, wo nur ganz vereinzelte Blüten sich entfalteten, z. B. 10 Juni 1913 2 Blüten an 2 Pflanzen, 14 Oktober 1913 3 Blüten an 2 Pflanzen, 6/7 April 1915 2 Blüten an 2 Pflanzen. Im letztgenannten Falle waren es selbst eigentlich nur eine Blüte am 6ten und eine am 7ten April; die Veranlassung zur Kombination dieser beiden Tage wird weiter unten auseinandergesetzt werden, ebenso warum verschiedentlich nicht ein Tag, sondern zwei und selbst bis vier Tage für eine Blütenperiode angegeben wurden. Dagegenüber entfalteten sich am 10/11 Mai 1913 261 Blüten an 25 Pflanzen, am 1/2 Juli 1914 163 Blüten an 22 Pflanzen, vom 17—22 September 1914 blühten 26 Pflanzen mit 328 Blüten, und zwar am 17—21 nur die Nummern 101 bis 124, vom 19—22 N°. 79 bis 100. Es sind die zwei Gruppen, welche etwas verschieden behandelt wurden, wobei der Unterschied der äusseren Umstände offenbar allmählich mehr und mehr Einfluss geübt hat auf die verschiedene Blütenentfaltung. Es zeigt sich ja, dass am 11ten Mai und am 17/18ten Juli 1915 nur die Gruppe 79 bis 100 geblüht hat, am 3/4ten Mai, am 22ten Mai und am 12/13ten August desselben Jahres nur die Gruppe 101 bis 124.

Man kann aus den hier mitgeteilten Beobachtungen also wohl schon schliessen, dass den Pflanzen keine innere Periodizität des Blühens eigen ist, dass es vielmehr wohl ganz bestimmte äussere Bedingungen sind, welche die Knospenentfaltung veranlassen. In der früheren Notiz wurde schon bemerkt, dass diese äusseren Umstände an verschiedenen Orten offenbar nicht vollkommen gleich sind, weshalb die blühenden Pflanzen dort auch nicht an denselben Tagen gefunden werden. Das geht auch wieder hervor aus den zuletzt mitgeteilten Daten wo die Pflanzen in zwei Gruppen auf verschiedene Gewächshäuser verteilt waren und wo zwar bisweilen das Blühen an demselben Tage stattfand aber auch wohl gegenseitig um einen Tag oder selbst um mehrere Tage bis einen Monat verschoben war.

Im Zusammenhang hiermit wurden Daten gesammelt über Blütezeiten an anderen Standorten sowohl in Europa als wie in Niederländisch Indien. In Europa wurde bei verschiedenen Botanischen Gärten in West-Europa nachgefragt ob Dendrobium crumenatum vorhanden war und event. Blütezeiten verzeichnet wurden. Die Herren Kollegen Fitting in Bonn, Simon in Göttingen und Hans Winkler in Hamburg waren so freundlich Mitteilungen darüber zur Verfügung zu stellen, wofür wir den genannten Herren auch an dieser Stelle unseren verbindlichsten Dank abstatten möchten.

Für Göttingen werden als Blütetage angegeben 9 April 1912, 8 Mai 1912, 29 Juli 1912, ein Tag im März und ein Tag im April 1913, für Bonn 10 Mai 1913, 24 und 25 September 1913, für Hamburg 12 Mai 1913, 21 August 1913, 10 September 1913, 30 Juni 1914, 12 Juli 1914, 12 April 1915, 3 Mai 1915 und 14 August 1915. Wir übergehen hier nun zunächst weitere Mitteilungen über Blütezahl, worauf später noch kurz zurückgekommen werden wird und möchten nur konstatiren, dass die Blütetage für Göttingen nicht zusammenfallen mit denen in Utrecht, dass aber für Bonn und Hamburg einige Uebereinstimmung besteht. Das wird man noch besser ersehen aus der hier folgenden Tabelle V worauf noch einmal die Blütetage für Göttingen, Bonn, Hamburg und Utrecht zusammengestellt sind von Juli 1912 an.

Tabelle V.

Blütetage.	Göttingen.	Bonn.	Hamburg.	Utrecht.
29 — 7 — 1912	+			
9 — 8 — 1812				+
1 — 9 — 1912				+
? — 3 — 1913	+			
? — 4 — 1913	+			
10 12 — 5 — 1913		+	+	+
10 — 6 — 1913				+
21 — 8 — 1912			+	
10/12 — 9 — 1913			+	+
24/25 — 9 — 1913		+		
14 — 10 — 1913				+
14/15 — 4 — 1914				+
2/4 — 5 — 1914				+
2/3 — 6 — 1914				+
30 — 6/2 — 7 — 1914			+	+
12 — 7 — 1914			+	
17/22 — 9 — 1914				+
6/7 — 4 — 1915				+
12 — 4 — 1915			+	
3/4 — 5 — 1915			+	+
11 — 5 — 1915				+
22 — 5 — 1915				+
17/18 — 7 — 1915				+
12/14 — 8 — 1915			+	+

Das Zusammenfallen zu verschiedenen Zeiten lässt sich wohl kaum mit dem Namen Zufall bezeichnen, es muss dafür irgend eine Erklärung gefunden werden; besonders auffallend ist die Blütezeit 10/12 Mai 1913. Wir kommen unten noch näher darauf zu sprechen.

In Niederländisch Indien haben Beobachter an verschiedenen Orten das Blühen des Dendrobium crumenatum beobachtet und die Blütentage angegeben, welche für die Zeit vom Oktober 1912 bis zum März 1913 in das Verzeichniss der Tabelle VI eingetragen sind. Was die Ortsnamen betrifft, mag dabei bemerkt werden, dass Tandjong Pandan auf der Insel Biliton liegt, Medan in Deli nahe der Ostküste der Insel Sumatra; alle anderen Orte liegen auf der Insel Java und zwar die meisten im mittleren Teile, dagegen Buitenzorg, Weltevreden, Meester

Cornelis und Menes im westlichen Teile der Insel; Weltevreden und Meester Cornelis sind Vororte von Batavia. Maos, Klampok und Bandjarnegara liegen alle in der Residenz Banjumas (welche im mittleren Teile Java's südlich vom zentralen Gebirgskamm liegt) und zwar alle im Flusstal des Seraju-Flusses.

Tabelle VI.

Ort.	Blütetag.	Ort.	Blütetag.
Klaten	17—21 Oktober	Weltevreden	29 Januar
Djokjakarta	28 Oktober	Meester Cornelis	3 Februar
Buitenzorg	10 November	Weltevreden	5 Februar
Weltevreden	28 November	Klaten	7 Februar
Tandjong Pandan	1 und 5 Dezember	Wonosobo	20 Februar
Tjandiroto	13 Dezember	Meester Cornelis	3 März
Wangunredja	28 Dezember	Meester Cornelis	14 März
Buitenzorg	31 Dezember	Weltevreden	14 März
Weltevreden	1 Januar	Menes	14 März
Wangunredja	5 Januar	Buitenzorg	24 März
Medan	9 Januar	Maos	26 März
Tandjong Pandan	14 Januar	Klampok	26 März
Surakarta	25 Januar	Bandjarnegara	26 März

Wie man sieht stimmen die Blütetage für Orte welche nahe bei einander liegen bisweilen ganz oder fast ganz, z. B. 14 März für Weltevreden, Meester Cornelis und Menes, 26 März für den südlichen Teil des mittleren Java; für Orte welche etwas weiter entfernt liegen, wo besonders die klimatischen Verhältnisse wohl nie ganz gleich sind, ist das nicht der Fall.

Alles was bis jetzt mitgeteilt wurde macht es wohl in hohem Grade wahrscheinlich, dass das Blühen von äusseren Umständen bestimmt wird. Das wird zur Gewissheit, wenn man beobachtet wie Pflanzen sich verhalten, welche nach einem anderen Orte verpflanzt werden. Teilweise hat sich schon gezeigt bei den nach Europa gebrachten Dendrobien, dass dieselben den lokalen Verhältnissen entsprechend ihre Blüten entfalten, aber dasselbe wurde auch in Buitenzorg beobachtet.

Es wurden Dendrobiumpflanzen von anderen Orten nach Buitenzorg übergebracht und daraufhin die Tage notirt an denen sich Blüten entfalteten und diese verglichen mit den Blütetagen

der ursprünglich in Buitenzorg heimischen Pflanzen. Das Resultat ergiebt die Tabelle VII.

Tabelle VII.

Herkunft der Pflanzen.	Buitenzorg.	Purbolinggo I.	Purbolinggo II.	Purbolinggo III.	Klaten I.	Klaten II.	Wonosobo.	Menes.	Medan.
n. Buitenzorg verpflanzt	—	10-3-'12	20-5-'12	4-7-'12	31-12-'12	15-2-'13	27-2-'13	2-4-'13	?-7-'12
lüte am 21- 1-1912	+	(27-3)							
„ „ 10- 4-1912	+	+							
„ „ 20- 4-1912	+								
„ „ 9- 5-1912	+	+							
„ „ 29- 5-1912	+	+	(4-7)						
„ „ 25- 8-1912	+	+	+	+					
„ „ 29- 9-1912	+		+	+					
„ „ 10-11-1912	+								
„ „ 31-12-1912	+		+						
„ „ 24- 3-1912	+	+	+	+	+	+	+		
„ „ 28- 4-1913	+	+	+	+	+	+	+	+	
„ „ 18- 8-1913	+	+	+	+	+	+	+		
„ „ 30- 1-1914	+	+	+		+		+		+

Während das erste Mal Purbolinggo I und II an anderen Tagen blühten wie die in Buitenzorg heimischen Pflanzen (Purbolinggo I am 27ten März, Purbolinggo II am 4ten Juli), coincidirten die Blütetage später vollkommen. Die Pflanze aus Medan war im Juli 1912 übergepflanzt; es wurde erst auf sie geachtet, als sie am 30ten Januar 1914 blühte. Umgekehrt war eine Dendrobiumpflanze von Buitenzorg nach Medan übergepflanzt; diese blühte dort am 9ten Januar 1913, am selben Tage wie die in Medan heimischen Dendrobien.

Aus dem vorhergehenden lässt sich wohl mit Sicherheit schliessen, dass es die vorherrschenden lokalen Bedingungen sind, welche das Blühen des Dendrobium crumenatum an bestimmten Tagen veranlassen. Wie muss man sich nun aber diese Wirkung vorstellen? Die äusseren Umstände können in zweierlei Art zur Geltung kommen; erstens kann die Anlage der Blütenknospen von ihnen bedingt sein, zweitens die spätere Entwickelung dieser schon vorhandenen Anlagen.

Dass die äusseren Umstände die Anlage der Blütenknospen beeinflussen ist wohl kaum zweifelhaft; jedenfalls muss die Art und die Menge der Nahrung dabei eine Rolle spielen. Aber das äussert sich natürlich in letzter Instanz nur in der mehr oder weniger reichlichen Blütenmenge welche an bestimmten Tagen sich zeigt. Die Beobachtungen in Buitenzorg haben z. B. schon darauf hingewiesen, dass die Lichtmenge von Einfluss ist aut die Anzahl der Blüten und es lässt sich wohl damit im Einklang bringen, dass in Gewächshäusern in Europa während des Winters sich keine Blüten entfalten, dass überhaupt die Blütenmenge bei solchen Pflanzen — welche sich doch immerhin in etwas kümmerlichen Verhältnissen befinden — allmählich zurückgeht. Uebrigens können die Dendrobien sich lange auf ihr Reservematerial fristen, denn bei den Pflanzen der Utrechter Gewächshäuser waren verschiedene, welche lange Zeit ganz blattlos standen und dennoch einige Blüten hervorbrachten. Nebenbei geht daraus auch hervor, dass man bei den äusseren Umständen nicht denken muss an einen direkten Einfluss des Lichtes auf die Kohlensäureassimilation (die Assimilation der Stengel und Scheinknollen ist jedenfalls sehr gering).

Wie erklärt es sich nun, dass so viele Blüten sich gleichzeitig entfalten? Dazu muss bemerkt werden, dass die letzten Entwickelungsstadien der Knospen bis zum Oeffnen der Blüten ausserordentlich rasch durchlaufen werden. In Utrecht kann man etwa sechs Tage vorher mit dem unbewaffneten Auge sehen, dass eine Blütenperiode kommen wird; es müssen also einige Tage vor der Blüte viele Knospen sich in einem bestimmten Entwickelungsstadium befunden haben und es muss irgend eine hemmende Bedingung gegeben haben, welche verursachte, dass dieses Stadium vorher nicht überschritten wurde. Die Knospen werden angelegt, die Anlagen wachsen langsam heran, dann aber bleiben sie in ihrer Entwickelung stehen, bis die äussere Hemmung gehoben wird. So besteht die Möglichkeit, dass viele Knospen in das genannte Entwickelungsstadium gelangen, dann aber nicht weiter wachsen, bis sie

durch günstige äussere Umstände dazu veranlasst werden, die letzten Entwickelungsphasen in wenigen Tagen zu durchlaufen und zur Blüte zu gelangen.

Betrachten wir die Knospen einmal etwas genauer. Bei ihrer Anlage sind sie natürlich von dem scheidenförmigen Deckblatt eingehüllt, sie durchbrechen dieses aber später, wie die Figuren 3 und 9 zeigen. Wenn man irgend eine Knospe untersucht, kann man sehr verschiedene Entwickelungsstadien finden, je nachdem eine Blüte eben erst angelegt ist, oder sich schon weiter in der Entwickelung befindet und speziell je nachdem an demselben Spross schon früher Blüten sich entwickelt haben, was sich dann nicht allein aus der Narbe der abgefallenen Blüten sondern auch aus den Resten der Knospenschuppen schliessen lässt, welche dann oft streuartig die Knospe umhüllen.

Betrachten wir einmal eine Knospe etwas näher an der Hand der Figur 10 *a—d*. Fig. 10 *a* gibt ein Bild der Knospe nachdem das Deckblatt weggenommen ist, man sieht dass dieselbe erst zwei Blätter 1 und 2 trägt und dass innerhalb derselben zwei scheinbar geschlossene Scheiden liegen. Diese beiden Blätter wurden entfernt; dann stellte sich heraus, dass die Scheide 3 geöffnet war und dass sich darin eine Blüte befunden hatte, welche jetzt aber schon gewelkt und abgefallen war. Diese ganze Scheide 3 wurde auch entfernt und darauf Figur 10 *b* gezeichnet; die Narbe der abgefallenen Blüte ist bei × sichtbar. Man sieht jetzt zwei Blätter 4 und 5, welche schon ganz durchbrochen sind, das ist ebenfalls gerade der Fall mit der Scheide 6. Diese drei Blätter 4, 5 und 6 wurden entfernt, darauf war der ganze weitere Spross eingehüllt von einem geschlossenen Scheideblatt, welches ebenfalls weggeschnitten wurde. Darauf entstand das Bild der Figur 10 *c*; 7 ist der Vegetationspunkt, vollkommen von einem Scheideblatt umgeben. Dieser wurde nicht weiter analysirt, sondern weggeschnitten, dann blieb eine geschlossene Scheide 8 übrig. Als diese ebenfalls geöffnet und entfernt wurde, kam eine junge Blütenknospe zum Vorschein, noch grün und klein (4 mm. lang) aber wie die Figur 10 *d* zeigt, liessen sich die Kelchblätter schon unterscheiden. Uebrigens war auch sonst

schon alles fertig angelegt, das Labellum mit seinen Schwielen, das Gynostemium, u. s. w. Es brauchte alles sich nur noch zu strecken, Sporn und Kinn brauchten nur auszuwachsen und die Blüte stand fertig da. Die Blütenknospe war also in diesem Fall von zwei vollkommen geschlossenen Scheiden umgeben, sie füllte die innere nicht ganz auf, denn ihre Länge war, wie gesagt, 4 mm., während die innere Scheide eine Länge hatte von 6,2 mm.; die äussere umschloss diese ziemlich fest, sie war 6,8 mm. lang.

Der Vegetationspunkt wurde hier nicht weiter analysirt, aber in anderen Fällen zeigte sich, dass man darin eine Wiederholung der eben besprochenen Knospenstruktur vorfindet, also auch wieder eine kleine Blütenanlage, u. s. w. Beiläufig mag bemerkt werden, dass aus dieser Analyse des Blütenstandes hervorgeht, dass die Auffassung desselben welche auf Seite 131 dieser Abhandlung verteidigt wurde vollkommen richtig ist.

Die scheidenförmigen Blätter der Knospen bilden eine sehr vollkommene Schutzeinrichtung für dieselben; wenn diese sehr jung sind liegen sie innerhalb der Scheidenblätter von Schleim umhüllt, später vertrocknet dieser Schleim. Die Scheiden sind so schwer permeabel für bestimmte Flüssigkeiten, dass man die Knospen einige Tage lang in Alkohol liegen haben kann, ohne dass derselbe durch die Knospenhüllen eingedrungen wäre. Vielleicht spielt diese Eigenschaft auch eine Rolle bei den hier besprochenen Periodizitätserscheinungen. Es liesse sich denken, dass die Scheiden eine Hemmung in der Entwickelung verursachten und dass die Entfernung dieser Hemmung eben durch bestimmte äussere Faktoren veranlasst würde. Ob dabei die Scheide aktiv mitwirkt oder ob dieselbe passiv durchbrochen wird, mag dahingestellt bleiben. Sobald einmal die Knospe sich ausserhalb der inneren Scheide befindet, würde dann ihre Entwickelung rasch vor sich gehen, natürlich wenn die äusseren Umstände jetzt auch weiter gunstig wären.

Um hier vollkommen sicher zu gehen, müsste man die Entwickelung der Knospen eigentlich Tag für Tag untersuchen; das liesse sich aber nur auf Java ausführen weil man dazu

über viel Material verfügen muss und weil man einige Sicherheit haben muss, dass wenigstens eine Anzahl der untersuchten Knospen sich in verhältnissmässig kurzer Zeit geöffnet hätten, wenn man sie hätte weiter wachsen lassen. Eine derartige Untersuchung ist von dem einen von uns in Buitenzorg geplant; indessen wurden dennoch einige Beobachtungen in Utrecht gemacht, wenn dieselben auch nicht genügen um das Problem als vollkommen gelöst anzusehen.

Am 24ten Juli 1915 wurden von verschiedenen Pflanzen Achselknospen eingesammelt und vorläufig in Alkohol eingelegt um später untersucht zu werden. Bei dieser Untersuchung zeigte sich, dass von diesen Knospen einige vollkommen abgestorben waren, andere enthielten abortierte Blüten, von denen drei ihre Scheiden schon durchbrochen hatten aber offenbar daraufhin vertrocknet waren. Die anderen wurden gemessen und zwar die Länge der inneren noch geschlossenen Scheiden und diejenige der darin enthaltenen Blütenknospen; irgend ein Zusammenhang zwischen diese beiden Längen liess sich nicht entdecken. Natürlich enthielten zwar die kurzen Scheiden kleine Knospen, aber wenn einmal die Scheide ihre Maximalgrösse erreicht hat von etwa fünf bis sechs mm., kann die Knospe innerhalb derselben sehr verschieden gross sein; man sieht dieselbe durch ihre grüne Farbe oft durchschimmern und constatirt dann meist, dass die Knospen die Scheide nicht ganz auffüllen. Wir werden also die Scheidenlänge weiter ganz ausser Betracht lassen und uns nur um diejenige der eigentlichen Blütenknospen kümmern. Die Knospenlänge wurde bei geringer Vergrösserung gemessen und zwar bis auf 0,5 mm. genau, die Angaben bis auf 0,1 mm. sind nur Schätzungen. In der Tabelle VIII wird man nun die Zahl der Knospen von bestimmter Länge zu Gruppen vereinigt finden und zwar für die Pflanzen aus den zwei Gewächshäusern gesondert angegeben.

Tabelle VIII.

Knospenlänge.	Blütenzahl der N^0. 79–100.	Blütenzahl der N^0. 101–124.
< 0,5 mm.	5	3
0,5—0,9 „	2	2
1,0—1,4 „	5	1
1,5—1,9 „	0	1
2,0—2,4 „	0	2
2,5—2,9 „	0	0
3,0—3,4 „	1	8
3,5—3,9 „	0	2
4,0—4,5 „	1	4

Bei den Pflanzen in beiden Gewächshäusern war die Verteilung also sehr verschieden. Das geht noch besser hervor aus einer anderen Gruppirung der Zahlen, wie sie in der Tabelle IX gegeben ist, wo unterschieden werden: sehr kleine Knospen (< 1,0 mm.), solche mittlerer Grösse (1,0—3,0 mm.) und ziemlich grosse Knospen (> 3,0 mm.).

Tabelle IX.

Knospenlänge.	Knospenzahl der N^0. 79–100.	Knospenzahl der N^0. 101–124.
< 1,0 mm.	7	5
1,0–3,0 „	5	4
> 3,0 „	2	14

Die Sache erklärt sich leicht. Bei N^0. 79—100 hatte kurz vorher, am 17/18ten Juli Blühen stattgefunden, hier waren also damals alle Knospen, welche sich in einem bestimmten Entwickelungsstadium befanden, zu geöffneten Büten herangewachsen, während die letzte Blütezeit der N^0. 101—124 am 22ten Mai stattgefunden hatte; seit der Zeit hatten also schon eine grosse Zahl Knospen Zeit gehabt zu ziemlicher Grösse heranzuwachsen.

Es waren nicht genug Pflanzen vorhanden um oft derartige Zählungen vorzunehmen; es wurden aber jetzt täglich speziell

die N°. 101—124 beachtet und alle zwei bis drei Tage eine oder zwei der grössten Knospen gemessen; dieselben lagen alle noch innerhalb der geschlossenen Scheiden und sie hatten eine Grösse wechselnd zwischen 3,8 und 5,0 mm. Am 5ten August zeigten sich dann die ersten durchbrochenen Scheiden und am 6ten August waren überall an diesen Pflanzen die Blütenknospen selbst sichtbar, noch grün oder grünrötlich von Farbe. Am 7ten August war die erste Andeutung des Kinns zu sehen; dasselbe wurde die folgenden Tage stets deutlicher, die Blütenachse fing an sich zu strecken und konnte vom 9ten August an gesondert gemessen werden; endlich am 12ten August öffneten sich die ersten Blüten, denen am 13ten die weiteren folgten. Einige Resultate der Messungen (in mm.) vom 6ten August an sind in der Tabelle X erhalten. Die Knospen wurden für die Messung abgepflückt, sodass die Zahlen sich stets auf andere Knospen beziehen.

Tabelle X [1]).

Tag.	Länge der Knospe.	Länge des Kinns.	Länge des Stieles.
6 August	5,5 5,5	—	—
7 „	4,5 6,5 6,8	—	—
8 „	8,5 9,0	—	—
9 „	12,5 13,5	2,8	3,0
10 „	14,0	6,5	4,0
11 „	15,5 17,5 18,0 22,0	8,0 8,0 12,0	4,5 6,5 7,0
12 „ (Blüte)	31,0	15,0	11,0

Wie man sieht geht die Streckung bis zur Entfaltung der Blüte in fortwährend rascherem Tempo. Dabei sind nicht alle Blütenknospen an demselben Tage gleich gross; damit hängt wohl zusammen die eben schon erwähnte Erscheinung, dass am 12ten August nur ein Teil der Blüten geöffnet war; weiter unten werden wir näher darüber sprechen.

Nach dieser Blütezeit wurden nun abermals eine Anzahl

1) Es ist wohl kaum notwendig, zu bemerken, dass daneben auch wieder kleine Knospen innerhalb geschlossener Scheiden gefunden wurden, am 7ten August z. B. eine von 3,0 mm., eine von 1,8 mm., eine von 1,2 mm. und eine von $<$ 0,5 mm. Länge.

Blütenknospen der N⁰. 101—124 auf ihre Länge untersucht und diese verglichen mit der Knospenlänge einer Anzahl Pflanzen der N⁰. 79—100; letztere wurden am 13ten August, erstere am 14ten August gesammelt. In derselben Weise wie in den Tabellen IX und X findet man die Resultate der Messungen zusammengestellt in der Tabelle XI.

Tabelle XI.

Knospenlänge.	Knospenzahl der N⁰. 79-100.	Knospenzahl der N⁰. 101-124.
< 0,5 mm.	5	13
0,5—0,9 „	4	6
1,0—1,4 „	5	9
1,5—1,9 „	1	2
2,0—2,4 „	3	1
2,5—2,9 „	1	0
3,0—3,4 „	2	2
3,5—3,9 „	8	6
4,0—4,4 „	6	6
4,5—4,9 „	1	0
5,0—5,4 „	3	0
< 1,0 „	9	19
1,0—3,0 „	10	12
> 3,0 „	20	14

Eine Vergleichung mit den Zahlen der Tabelle IX/X ergibt gleich den Unterschied, dass bei N⁰. 79—100 die relative Zahl der grossen Knospen zugenommen hat, während gerade das Umgekehrte stattfand bei den Nummern 101—124. Im letzteren Falle waren natürlich alle schon vorhandenen „grossen" Knospen zur Entfaltung gekommen und was sich jetzt fand war der Nachwuchs, der sich zu geöffneten Blüten entwickeln wird, sobald die äusseren Umstände die günstigen Bedingungen dazu bilden. Bei N⁰. 79—100 war schon länger ein solcher Nachwuchs von grossen Knospen gebildet, aber diese blieben alle innerhalb der obengenannten Grenzen; die grösste Knospe war 5,4 mm. lang, sie lag der inneren Scheide prall an. Wie gesagt, liess die Zahl der vorhandenen Sprosse eine weitere Untersuchung in Utrecht nicht zu; nur ganz vereinzelte Pflanzen wie N⁰. 103

hätten mehr Material liefern können, aber dieselben wären dann auch für spätere Beobachtungen stark mutilirt.

Was gesehen wurde stimmt aber mit der hier verfochtenen Auffassung, dass in einem bestimmten Entwickelungsstadium die Blütenknospen sich nicht weiter entwickeln, wenn nicht ganz besonders günstige äussere Umstände diese Hemmung aufheben und dadurch die letzten Scheiden durchbrochen werden. Es würde also eine gewisse Uebereinstimmung bestehen mit den Winterknospen der Bäume der temperirten Zonen, welche lange vor der Blüte angelegt werden, sich aber erst entfalten wenn die äusseren Umstände dazu zwingen. Nur wäre dort ein grösserer Spielraum in der Entfaltungszeit, indem die letzten Entwickelungsphasen weniger rasch durchlaufen werden wie beim Dendrobium crumenatum. Uebrigens besteht auch hier ein gewisser Spielraum, der aber weniger augenfällig ist, da die Blüte so kurz dauert.

Schon in der vorläufigen Notiz wurde bemerkt: „Als die Pflanze zum dritten Male blühte, zeigte sich dabei noch eine Unregelmässigkeit, welche ich in der Natur nicht beobachtete; ein Trieb blühte nämlich einen Tag früher, ein anderer einen Tag später als die übrigen Triebe." Es hat sich nun herausgestellt, dass diese Erscheinung weit mehr vorkommt, als früher geglaubt wurde. Derjenige von uns, der in Buitenzorg die Beobachtungen anstellte, hat dort auch öfter dasselbe gesehen, dass also einzelne Blüten einen Tag früher oder später wie die grosse Mehrheit blühen. Viel mehr hat es sich aber in Utrecht gezeigt. Wenn man noch einmal die Tabelle IV betrachtet, findet man dort als Blütetage angegeben 10/11 Mai 1913, 11/12 September 1913, 14/15 April 1914, 2/3 Juni 1914, 1/2 Juli 1914, 6/7 April 1915, 3/4 Mai 1915, 17/18 Juli 1915, 12/13 August 1915, oder selbst mehr wie zwei Tage 2—4 Mai 1914, 17—21 September 1914, 19—22 September 1914. Das sind oft Blüten an derselben Pflanze welche sich im Laufe mehrerer Tage öffnen; ein Beispiel möge genügen um das zu illustriren. N°. 103 hatte am 17ten September 1914 30 Blüten geöffnet, am 18ten September war davon noch eine geöffnet und inzwischen blühten

33 weitere, am 19ten September fingen diese an zu verblühen und am 21ten September waren 31 andere Blüten geöffnet. Der Eindruck wird geweckt, als ob in den weniger günstigen Verhältnissen der europäischen Gewächshäuser die Einförmigkeit in der Entfaltung der Blüten nicht mehr so gross ist wie in den Tropen. Eine genauere Betrachtung lehrt übrigens dass das Oeffnen der Knospen nicht so vor sich geht, wie es wohl den Schein hat, als wenn nämlich auf einmal alle zugleich sich entfalteten; die Figur 2 lässt uns in der Fotografie schon sehen, wie man allerlei Stadien der Entfaltung zugleicherzeit an einem und demselben Sprosse finden kann. Die Knospen öffnen sich offenbar in der Zeit mehrerer Stunden und dieser Zeitunterschied wird um so kleiner sein, je günstiger die äusseren Bedingungen sind. In einem Fall z. B. — am 11ten Mai 1915 — waren Nachts um 12 Uhr 15 die Knospen noch alle geschlossen, während Morgens um halb sieben schon alle Blüten geöffnet waren. In Buitenzorg war die Mehrzahl der Blüten des 20ten April 1912 schon vor Mitternacht geöffnet, aber auch dort dauert die Entfaltung mehrere Stunden lang.

Noch besser geht dies alles hervor aus der Betrachtung der Blüten des 12/13ten August 1915. Am 12ten August waren z. B. von N°. 107 alle 12 Blüten geöffnet, bei N°. 120 3 Blüten, wovon eine sich eben öffnete (Morgens 10 Uhr), N°. 121 hatte eine sich eben öffnende Blüte und eine noch geschlossene Knospe, N°. 103 hatte 45 Blüten in verschiedenen Stadien der Entfaltung und 95 noch geschlossene Knospen. Bei N°. 106 waren 6 Blüten geöffnet; eine davon hatte schon am 11ten August Abends 7 Uhr angefangen sich zu öffnen, diese war am 12ten Abends 6 Uhr noch ganz offen, während andere Blüten, welche sich am 11ten August Abends noch im geschlossenen Zustand befanden zu derselben Zeit schon verblüht waren. Es zeigt sich also, dass auch in der Hinsicht Verschiedenheit besteht, dass nicht alle Blüten während einer selben Stundenzahl geöffnet bleiben. Genauer lässt sich das schwer angeben, weil der Zeitpunkt des Oeffnens und des Verblühens nicht bestimmt prezisirt werden kann. Am 13ten August waren alle Knospen des 12ten August

geöffnet mit einer Ausnahme; diese Knospe an N°. 121 vertrocknete in den nächsten Tagen ohne sich zu entfalten. Die Blüten des 12ten August waren am nächsten Tag Morgens um 9 Uhr gewelkt, einige welkten auch erst im Laufe des Tages ab. Das ganze Verhalten dieser beiden Tage wird illustrirt durch die Figuren 4 und 5, welche denselben Spross der N°. 103 darstellen am 12ten, resp. am 13ten August fotografirt. Was andere Pflanzen also während Tage oder Wochen zeigen, ist hier bei Dendrobium crumenatum in wenige Stunden zusammengedrängt und zwar weil die letzten Entwickelungsstadien so ausserordentlich rasch durchlaufen werden.

Wenn wir uns bis hierher nicht sehr weit vom tatsächlichen Boden entfernt haben, so liegt die Sache anders, wenn wir die Frage beantworten müssen, welche äussere Umstände die Entfaltung der Knospen des Dendrobium crumenatum veranlassen. Indessen lassen sich hier dennoch einige allgemeine Bemerkungen mit einer gewissen Sicherheit machen.

Wenn man sieht, dass die Blütetage verschieden sind (wenn auch nicht immer und bisweilen nur wenige Tage) in zwei nahe bei einander liegenden Gewächshäusern des Utrechter Botanischen Gartens, dann lässt sich der Kreis derjenigen äusseren Bedingungen, welche in Betracht kommen, ziemlich enge umgrenzen. Es bleibt wohl nur übrig zu denken an die Einwirkung des Lichtes, der Temperatur und des Feuchtigkeitsgehalts der umgebenden Luft.

Das Licht spielt hierbei jedenfalls keine bedeutende Rolle; wie schon verschiedentlich bemerkt wurde, hat sich in Buitenzorg gezeigt, dass der sonnige oder schattige Standort die Blütentage nicht beeinflusst, wenn auch die Blütenzahl dadurch sehr wechseln kann. In Utrecht wurde versucht einen Teil der Pflanzen in jedem Gewächshaus zu beschatten, aber auch dort liess sich nicht beobachten, dass die Blütetage der Pflanzen im Schatten andere waren als bei den Individuen, welche mehr das volle Licht erhielten.

Es erübrigt also über Temperatur und Feuchtigkeitsverhält-

nisse zu sprechen. Es wurden in Utrecht Temperaturbeobachtungen angestellt mit selbstregistrirenden Thermometern von Anfang Mai 1913 bis Oktober 1914 und zwar in beiden Gewächshäusern, in dem einen ausserdem mit einem nassen Thermometer Feuchtigkeitsbeobachtungen. Die erhaltenen Kurven weisen kaum einen Zusammenhang auf mit den Tagen an welchen sich Blüten des Dendrobium crumenatum öffneten; es wurde dabei speziell geachtet auf die Temperaturen welche etwa eine Woche vor der Blüte sich vorfanden, aber mit dem vorhandenen Material liess sich nicht viel machen. Nur wenn man in Betracht zog Temperaturen, welche zwei bis drei Wochen vor der Blütezeit geherrscht hatten, konnte bisweilen an einen Zusammenhang gedacht werden, z. B. für die Blütezeit am 14/15ten April 1914. Während des vorangegangenen Winters war die Temperatur der Gewächshäuser sehr gleichmässig gewesen, etwas unter 20° C. (17°—21°), sehr selten niedriger wie 15°, selten auch höher wie 22°. Die Temperatur wurde hier allein durch die Heizung geliefert und sie kam darum auch nur am Sonntagmorgen bisweilen unter 15°. Dann kam im März die Sonnenwärme hinzu und infolgedessen traten am 10ten, 13ten und 15ten März zuerst während etwa einer Stunde Temperaturen von 25° auf. Dann kamen fortwährend grössere Schwankungen: Nachts 15°—17°, Mittags bis 30° und selbst darüber, speziell während der zwei letzten Wochen des März und der ersten des April; daraufhin blühten dann am 14/15ten April 9 Pflanzen mit 60 Blüten. Einige Wochen nachher, indem dieselben Umstände vorherrschten, kam die Blütezeit vom 3/4ten Mai, indessen weiter lässt sich die Sache nicht verfolgen. Während des Sommers sind überhaupt die Temperaturschwankungen in den Gewächshäusern gross, besonders bei sonniger Witterung und hier lassen sich aus den Temperaturkurven keine Schlüsse mehr ziehen. Noch viel weniger ist es gelungen aus dem Unterschiede der zwei Gewächshäuser die zwar nur in geringem Grade verschiedene Blütezeit zu erklären.

Es muss dabei auch in Betracht gezogen werden, dass günstige äussere Umstände natürlich nur dann zur Enfaltung von Blüten

führen werden, wenn Knospen im bestimmten Entwickelungsstadium vorhanden sind. Darum ist in Europa das Frühjahr vielleicht die günstigste Zeit um hier irgend einen Einfluss der äusseren Bedingungen herauszufinden. Während des Winters haben die Blütenknospen lange Zeit gehabt sich zu entwickeln, sie sind im Frühjahr fertig für ihre letzte Entfaltung, sobald die Umstände günstig werden.

In dieser Art erklärt sich auch die merkwürdige Coincidenz der Blütetage von Utrecht, Hamburg und Bonn am 10ten bis 12ten Mai 1913. Im westlichen Teile Mittel-Europa's hatten einige Wochen sonnigen Wetters geherrscht, welche an allen drei Orten wohl eine Erwärmung der Gewächshäuser über die Wintertemperatur verursacht hatte, daher die Blüte in Bonn am 10ten, in Utrecht am 10ten und 11ten, in Hamburg am 12ten Mai. Aehnlich erklärt sich auch das Verhalten im Frühjahr 1915 für Hamburg und Utrecht. Am 6ten April blühte in Utrecht eine Pflanze mit einer Blüte, am 7ten April öffnete sich ebenfalls nur eine einzige Blüte an einem anderen Exemplare, am 12ten April fand sich in Hamburg ein Exemplar mit einer Blüte, dann erschienen am 3ten Mai in Hamburg auf einmal 50 offene Blüten, in Utrecht am 3/4ten Mai deren 128. Auch hier wieder war sonniges Wetter vorangegangen. Indessen lässt diese Erklärung im Stich für die Coincidenz Hamburg—Utrecht vom 10/12ten September 1913, vom 30sten Juni/2ten Juli 1914 und von 12/14ten August 1915.

Es fragt sich übrigens, ob wirklich jedesmal derselbe äussere Umstand die Entfaltung der Knospen auslöst; es liesse sich ja sehr gut denken, dass es sich hier verhielte wie z. B. beim Längenwachstum, wo entweder die Temperatur oder die vorhandene Wassermenge als beschränkender Faktor wirken kann. Es spricht zu Gunsten dieser Auffassung, dass z. B. in Buitenzorg mit seiner gleichmässigen Temperatur, letztere wohl kaum als Bedingung für die Blütenfaltung in Betracht kommt; dort wird man wohl eher an die Feuchtigkeitsverhältnisse denken.

Es wurde nun in Buitenzorg folgende Beobachtung gemacht: von 15ten August bis zum 15ten September 1914 regnete es

nicht, dann kamen am 15ten und 16ten September schwere Gewitterregen; am 21sten September waren die Blütenknospen der Dendrobien ungefähr 1 cm. lang, am 24sten fand reichliches Blühen statt (auch der Kaffee hatte vom 21sten bis zum 23sten September sehr reichlich geblüht). Darauf kam wieder eine ziemlich trockene Periode, worauf am 31sten Oktober und folgende Tage sehr schwere Regengüsse niederkamen; diese wurden am 5ten November gefolgt durch ziemlich reichliches Blühen des Dendrobium crumenatum.

Schliesslich liesse sich das Experiment zur Hilfe rufen; damit könnte man Bedingungen herausfinden welche das Blühen befördern, womit dann natürlich aber noch nicht bewiesen wäre, dass in der Natur dieselben Bedingungen wirksam sind. In der Hinsicht ist noch fast nichts geschehen; in Europa liesse sich nur dann mit Erfolg experimentiren, wenn man eine sehr grosse Zahl von Pflanzen zu seiner Verfügung hätte und dann auch nur zu einer bestimmten Zeit, nämlich gegen das Ende des Winters oder im Anfang des Frühlings. In den Tropen hätte man natürlich immer genügend Material, nur ist es dort viel schwieriger die Bedingungen richtig zu wählen und dieselben genügend constant zu halten.

Einige Vorversuche welche in Utrecht gemacht wurden und wobei Ende Februar und Anfang März 1915 einige Pflanzen mit Wasser von verschiedenen Temperaturen behandelt wurden, hatten kein Resultat. Es waren N°. 119 und 122 (Temp. des Wassers 36°—37° C.), N°. 79 und 89 (Temp. 32°—34°), N°. 85 und 87 (Temp. 25°—30°), N°. 113 und 116 (Temp. 30°), N°. 101, 106 und 107 (Temp. 16°—17°). Es zeigte sich dass die Behandlung während mehrerer Stunden mit Wasser von Temperaturen über 30° C. einen schädlichen Einfluss hatte — die Blätter wurden gelb und wurden nachher abgeworfen —, dass Blüten erst viel später und zwar nur an vier von den behandelten Pflanzen auftraten (N°. 79, 107, 116 und 122), wie aus der Tabelle IV hervorgeht. Wenn eine derartige Behandlung Effekt sortiren soll, müssen natürlich schon weit entwickelte Blüten-

knospen vorhanden sein und daher ist es immer sehr fraglich zu welcher Zeit man einen derartigen Versuch anstellen muss. Die Vorrichtungen in Utrecht gestatteten vorläufig noch nicht die Benutzung von hohen constanten Lufttemperaturen (über 30° C.), wenigstens in einem Raume der keine Laboratoriumsluft enthält. Die Einrichtung eines Raumes, welcher diese Versuche möglich machen wird, wurde durch den Krieg verzögert.

Kurz lässt sich also der Inhalt der vorliegenden Abhandlung in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Coincidenz des Blühens verschiedener Pflanzen von Dendrobium crumenatum wird bedingt durch die vorherrschenden äusseren Bedingungen.
2. Da dieselben von Ort zu Ort verschieden sein können, sind auch die Blütetage oft örtlich verschieden.
3. Von den äusseren Bedingungen kann das Licht nicht bestimmend einwirken auf die Blütezeit (wenn es auch Einfluss hat auf die Zahl der Blüten); es kommen dafür speziell in Betracht die Temperatur oder die Luftfeuchtigkeit, oder beide Faktoren zusammen.
4. Die Entwickelung der Blüte geht bis zu einem bestimmten Stadium langsam vor sich; dann bleibt sie so lange in diesem Stadium bis irgend eine Hemmung durch Aussenfaktore gelöst wird; wenn das stattgefunden hat, werden die letzten Stadien bis zum Oeffnen der Blüten in wenigen Tagen durchlaufen.
5. Es besteht Grund für die Annahme, dass das in 4 genannte Stadium dann eintritt, wenn die Knospe die sie umhüllenden Deckblätter ganz auffüllt; die äusseren Umstände müssen alsdann eine so starke Streckung der Blüte verursachen, dass diese Deckblätter gesprengt werden.

Buitenzorg—Utrecht,
August 1915.

ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Eine blühende Pflanze von Dendrobium crumenatum, am 3ten Mai 1915 fotografirt; N⁰. 103 des Textes.

Tafel XIX.

Fig. 2. Ein einzelner Spross der Pflanze der Fig. 1. Man beachte das verschiedene Maass in dem die Blüten geöffnet sind.

Tafel XX.

Fig. 3. Drei geöffnete Blüten von Dendrobium crumenatum in natürlicher Grösse. Eine Achselknospe, welche ihre Scheide durchbrochen hat, ist sichtbar.

Tafel XXI.

Fig. 4. Ein Spross der Pflanze N⁰. 103 am 12ten August 1915 fotografirt.

Fig. 5. Derselbe Spross wie in Figur 4, am 13ten August 1915 fotografirt; die Knospen des vorigen Tages sind jetzt geöffnet, während die Blüten der Figur 4 jetzt verblüht sind.

Tafel XXII.

Fig. 6. Schematische Darstellung eines Sprosses von D. crumenatum. Die Blüten, welche am 3ten Juni 1899 geöffnet waren, sind mit der Ziffer 1 angedeutet, diejenigen des 16ten August 1899 mit den Ziffer 2.

Fig. 7. Schematische Darstellung eines Sprosses van D. crumenatum. Die Blüten, welche am 9ten Oktober 1899 geöffnet waren, sind angedeutet mit der Ziffer 1, diejenigen des 13ten April 1900 mit der Ziffer 2, diejenigen des 16ten Mai 1900 mit der Ziffer 3, diejenigen des 8ten August 1900 mit der Ziffer 4.

Fig. 8. Schematische Darstellung eines Sprosses von Dendrobium crumenatum. Die Blüten des 16ten August 1899 sind mit der Ziffer 1 angedeutet, diejenigen des 9ten Oktober 1899 mit der Ziffer 2.

Eig. 9. Vergr. 7/1. Eine Achselknospe des D. crumenatum, welche die Scheide ihres Deckblattes durchbrochen hat.

Fig. 10. Vergr. 8/1. Eine Achselknospe von Dendrobium crumenatum; das Deckblatt wurde vor dem Zeichnen weggenommen, dann entstand das Bild der Fig 10*a*. Aussen sind zwei Blätter 1 und 2 sichtbar, innerhalb derselben zwei Scheiden wovon eine mit 3 angedeutet. Nachdem die Blätter 1 und 2 und die Scheide 3 weggeschnitten waren wurde Fig. 10*b* gezeichnet; bei × die Narbe einer abgefallenen Blüte; die Blätter 4 und 5 und das durchbrochene Scheidenblatt 6 sind sichtbar. Dieselben wurden weggeschnitten, ebenfalls die innerhalb derselben liegende vollkommen geschlossene Scheide; darauf entstand das Bild der Fig. 10*c*. Hier ist 7 die Scheide, welche den Vegetationspunkt umschliesst, 8 eine ebenfalls geschlossen Scheide. Der Vegetationspunkt wurde vollkommen weggeschnitten, darauf auch die Scheide 8. So entstand das Bild der Fig. 10*d*, wo die Blütenknospe sichtbar ist mit schon deutlichem Kelch.

RELIQUIAE TREUBIANAE II.

THE DEVELOPMENT OF THE OVULE AND EMBRYOSAC OF PITTOSPORUM RAMIFLORUM ZOLL. AND PITTOSPORUM TIMORENSE BLUME

BY

G. BREMER.

(With Plate XXIII—XXVI.)

The following account is the result of a research for which the material was procured to me by Prof. Dr. F. A. F. C. Went, who kindly took an interest in my work and who gave me all the advice I needed. My sincere thanks for his valuable and friendly help.

The genus *Pittosporum* belongs to the family of *Pittosporaceae*, which are classed with *Rosales*. The flower of *Pittosporum* has five free sepals, five petals, free or grown together at the bottom, five stamens and a gynaecium with two rows of ovules at each of the placenta's. The ovule is anatropous and possesses one integument.

Two species of *Pittosporum* were examined: *Pittosporum ramiflorum* and *Pittosporum timorense*. The material of the first species was partially collected by Prof. M. Treub, he had not yet examined them however. Another part of this material and that of *Pittosporum timorense* was collected by Dr. J. Kuyper during his stay at Buitenzorg.

The development of the ovule of *Pittosporum ramiflorum* is not the same as that of *Pittosporum timorense*. Therefore I shall first describe *Pittosporum ramiflorum*.

Pittosporum ramiflorum.

In the earliest stadia of development of the ovule the bud was sliced. The smallest ovules which were examined often contained an archespore, which is surrounded by several cell-layers. In this stadium nothing is yet to be seen of integuments. Figure 1 represents an ovule with an archespore in which several chromosomes are visible.

In somewhat older stadia sporemothercells, tetrads and growing embryosacs are found. The sporemothercell is pictured in figure 2. It has a very large nucleus with a large nucleolus. The nucellus which surrounds the sporemothercell has a thickness of one cell. The archespore was surrounded by more cell-layers, therefore cells must have degenerated by pressure of the sporemothercell. The integument has already developed and has a thickness of many cells. The ovule has grown to be anatropous.

Figure 3 shows a tetrad in which a cell-division is visible. The cells of the tetrad lie in a row. The second cell from below is the biggest. This was the case with many tetrads and this cell is still present when the other cells are already degenerating. It is probable therefore that this cell develops into the embryosac. In many cases of this stadium the integument had grown over the nucellus.

The development of the embryosac is pretty normal. Figure 4 demonstrates a binucleated embryosac. The cells of the nucellus have degenerated by pressure of the developing embryosac. Round the fullgrown embryosac nothing is left of the nucellus but a few remnants of degenerated cells. By this the egg and the synergids are lying against the micropyle. This is clearly visible in figure 6. The fullgrown embryosac is long and curved (figure 5). In the sections I made the antipodes had very much degenerated or were not to be found at all. In the same sections egg, synergids and polar nucleus were very clearly shown. Hence it is probable that in the fullgrown embryosac of *Pitto-*

sporum ramiflorum the antipodes have degenerated or have altogether disappeared.

The fruits of this species have not been examined.

Pittosporum timorense.

The tetradcells of *Pittosporum ramiflorum* are lying in a row in the normal way. With *Pittosporum timorense* this is quite different. Here the four tetradcells are lying in two rows, each of two cells. Of this figure 7 gives a picture. With this species the nucellus is a little wider than in the other one. Sometimes the tetradcells are distributed a little less regularly, but they are never lying exactly in a row. In figure 8 a still mononucleated embryosac is to be seen. The degenerating tetradcells are still visible above the embryosac. Evidently one of the bottomcells develops into an embryosac, which in a normal way will become eight nucleated. The antipodes do not degenerate (figure 9). Here as well the nucellus has degenerated.

Of this species the fruit too was examined. The integument of the young seeds has grown very much in size; of the development of the embryo nothing could be seen. The development of the endosperm on the other hand was easily to be discerned in the shape of many free nuclei (figure 10). It si possible that the embryo begins its development only in a later stage.

Once I found a particular deviation in my sections. In one case cells were visible proceeding from the first division of two sporemothercells in one ovule. These sporemothercells had been separated by a wall (figure 11).

Consequently the following details deviating from the normal type have been observed in this research.

1° In both species the nucellus degenerates and in the fullgrown embryosac the nucellus has been destroyed.

2° With *Pittosporum ramiflorum* the second tetradcell from the bottom develops most probably into an embryosac.

3° The shape of the tetrad of *Pittosporum timorense* deviates very much from the ordinary type.

This research shows clearly that it would be dangerous to base a comparison between *Pittosporaceae* and other *Rosales* upon the structure of the embryosac because in this respect there is a great difference between the two species of *Pittosporum* examined.

DESCRIPTION OF THE FIGURES.

PLATE XXIII—XXVI.

Magnification of figure 5 480; of all other figures 1200.

Fig. 1—6 *Pittosporum ramiflorum.*

Fig. 1. Very young ovule of *Pittosporum ramiflorum* with an archespore showing chromosomes.

Fig. 2. Sporemothercell of *P. ramiflorum* surrounded by the nucellus and one integument.

Fig. 3. Tetrad of *P. ramiflorum* in which one cell-division is visible.

Fig. 4. Embryosac of *P. ramiflorum* which is still binucleated.

Fig. 5. An ovule of *P. ramiflorum* with a fullgrown embryosac in it.

Fig. 6. The upper-part of the embryosac of *P. ramiflorum* with an egg, two synergids and two polar nuclei, some degenerated nucellus-cells and a part of the integument.

Fig. 7—11 *Pittosporum timorense.*

Fig. 7. Tetrad of *Pittosporum timorense.*

Fig. 8. Embryosac of *P. timorense* with one nucleus and two degenerated tetrads above it.

Fig. 9. Embryosac of *P. timorense* with egg, synergids, two polar nuclei and antipodes.

Fig. 10. Embryosac of *P. timorense* with endosperm-nuclei.

Fig. 11. Two sporemothercells of *P. timorense* after the first division; the two sporemothercells were separated by a wall.

A FRESH INVESTIGATION INTO THE STRUCTURE OF THE FLOWER OF CANNA

BY

J. C. COSTERUS.

(With Plates XXVII—XXVIII.)

It is a well known fact that the flowers of Canna have induced a number of researches and given rise to opinions which have, however. never elicited a result satisfactory to all parties. Morphologists, such as Lestiboudois, Eichler and Schumann, have only formed opinions without a firm base, however admirable they may otherwise be on account of the acuteness with which they had been devised.

It would therefore at first sight seem bold to propose a new explanation were it not that from a teratological point of view a fresh aspect had been shown through the study of monstrous Cannas which have been repeatedly brought under the attention of Dr. Smith and myself and the explanation of which urged the necessity of a clearer insight into the structure of the normal flower. (XI and XIII).

To this must be added another circumstance which, though it did not induce, yet facilitated the research, viz., the culture of new varieties which surpassed the original species in size and brought disappearing characters back to a greater distinctness. In the chief place we owe to the well known French cultivator, Mr. Crozy, a number of hybrids which are much more accessible to a morphological examination than the so-called Canna indica which owes its value more to the colours

and shape of the leaves than to any striking qualities of the flower.

The examination of these new forms has led, on clearly defined lines, to results which leave no doubt either as to the relation of the parts of the flowers or as to the only trustworthy diagram.

Instead of criticizing the opinions of the older botanists on this point I prefer in the first instance to give the outcome of my own investigation.

For this purpose I made use of a few varieties of Canna Crozy, introduced by the famous French grower, which are cultivated by Mr. J. K. Budde in the Utrecht University Gardens and which the Director, Prof. F. A. F. C. Went kindly placed at my disposal. The varieties in question bore for the greater part brickred, both pure and mixed with yellow in various designs. Pure yellow varieties also came under my notice and for the sake of comparison, some of the original species which are less modified.

Of all of these the most adequate proved to be the pure brickred flower on account of its having all the elements which *Monocotyledons* as *Amaryllidaceae*, *Liliaceae* and also *Zingiberaceae* (XIV, p. 106) are expected to possess.

The points which have as yet been left undecided have reference to: —

1° the morphological value of the staminodes separately,

2° the morphological value of the anther, and

3° the morphological value of the style and the reason for its contorted base and excentric position.

As to 1° the reader may be referred to the well known diagrams copied from Eichler (VI), figg. 1 A and 1 B. In 1 A it is admitted that the outer whorl of staminodes is altogether suppressed and that the inner whorl is only represented by the labellum and the anther-bearing partly petaloid staminode. The alae α, β and γ were considered as products of doubling of the semi-petaloid anther and classed with *stipules* (Stipulargebilde). To the latter assumption Eichler had been led by

observing that in the embryonic flower the inner whorl of staminodes originates from only two [1]) primordia, of which one becomes the labellum and the other one is left for all the other staminodes, i. e., alae (V). Moreover EICHLER states that the alae would never produce an anther, which assertion, however, is not in harmony with a Canna-flower observed in Utrecht which bore a lateral anther on the ala β.

This conception of EICHLER's regarding suppressed and stipular staminodes has something artificial and deserves no longer to be contrasted with his second hypothesis after the observations which I am about to make in the following pages.

This second hypothesis is represented in fig. 1 B, and supposes the outer whorl of staminodes represented by two petaloid leaflets or alae β and γ opposing two of the sepals. Of the inner whorl all three members are present, viz. 1° the semi-petaloid stamen, 2° the labellum. 3° the ala α. Of the six staminodes there is, according to this view, only one wanting, which for convenience' sake will be termed δ. EICHLER, who himself mentions that Körnicke had actually met with this missing ala has failed to set great store by this observation instead of using it as a strong support for his hypothesis, which in the following pages will be shown to be the only acceptable one.

Let us therefore devote our attention to fig. 2 drawn from the brickred Canna CROZY; in which $s \ldots s$ indicate the connecting points of the free sepals on the top of the ovary, p^1, p^2, p^3 the basal portions of the petals firmly adhering to the flowertube, α, γ and δ the basal parts of three of the alae also adhering and β indicates the ala at the back of the flower. The ala α is seen to be enclosed by γ and δ.

In removing the free portion of these alae it appears that they have grown together with the flowertube over a distance of about 25 m.M., but α rises a little higher, reaching therefore, in our drawing, slightly beyond its neighbours. The shape of

---

1) PAYER (II, p. 67), on the contrary, found three primordia for the inner circle.

β, γ and δ is perfectly alike i. e. spathulate, whereas that of α on account of its strongly compressed base is like a stalked oval. The alae β, γ and δ exactly oppose the sepals $s \ldots s$, α opposes one of the petals (p^3). There can consequently be no doubt as to β, γ and δ representing the outer-antisepalous-whorl of the staminodes, whereas α belongs to the inner whorl.

The labellum marked by its notched and recurvous top and a yellow stripe on the inner side, is traceable much further downward and disappears only near the top of p^2 to which it is opposite. The semi-petalous anther, indicated by Eichler as *st*, but in our figures marked with x, sinks down a little lower still hiding itself behind p^1 to which it is opposite. Also α can be followed behind the basal portion of p^3. Labellum, x and α constitute the inner whorl of the staminodes and agree in this respect *that each of them vaults with its two edges a portion of the flowertube, thus forming with it three narrow funnels.*

What we may register as „nova" is firstly the constant presence of the ala γ just in the place where theory requires it. There are, indeed, on the rich flowering specimens of the Utrecht Conservatory odd flowers with only three alae, but in several such cases I could discern a small excrescence on the edge of α that on examination in fact proved to be a rudiment of δ. Our figures 7, 9 and 10 represent examples of these cases.

Another new observation is that the parts of the inner whorl are to be distinguished from a tube enclosed by them. In order to make this relation clear we remove the labellum as completely as possible from the tube (fig. 3) and thus uncover a triangular light spot corresponding with the lower part of the labellum. In reality this light spot to be seen in our figure means a membrane of a dead dark red colour, more or less indented on its free margin and on the left corner rising to a short, somewhat swollen excrescence which in colour and shape, but not in size, exhibits a likeness to the style. Further examination shows really that we must look upon this excrescence as a rudimentary style (s).

Cutting the membrane on the right sight and turning it over to the left we get a view inside the flowertube and at its hindwall (fig. 4). This hind wall is formed by a membrane which is stretched between the style *S* and a rudimentary idem *s'*. There is only a very thin *third* wall, limited by the two rudimentary styles *s* and *s'*. Transverse sections of the tube show the same thing in different stages. Cutting the tube near the base we get a section as represented in fig. 5, viz. a quadrangular space on the right side of which the style *S* is to be discerned. In fig. 6 we see almost the same, only the canal of the style *S* is better defined and the dotted segments indicate the distribution of the vascular bundles in connection with the parts of the flower which are about to differentiate higher up.

In fig. 7 one can distinguish both the semi-anther *x* and the labellum detaching themselves from the outer wall of the tube but at the same time a considerable shrinking of the latter. Fig. 8 shows a further stage of the process. In figures 9 and 10 which again correspond with higher sections, the hind wall is seen to withdraw from *S*, through which fact the central canal flows together with that of *x*.

Fig. 11 deserves attention on account of α differentiating itself from the wall of the tube and the back wall reduced to a small pointed excrescence. A little way higher up (fig. 12) the front wall also falls off and will soon have disappeared altogether.

From the above we get at this conception: by removing from a Canna-flower the calyx and as far as possible the petals and the outer alae β, γ and δ, again by cutting away the parts of the innerwhorl: α, labellum and *x*, we leave the ovary crowned by three styles which are united by means of membranous walls and thus enclose a quadrilateral cavity, of which two parallel faces are much wider than the two other. The two wide faces connect *S* respectively with *s* and *s'*, one of the smaller faces connects *s* with *s'*, *S* itself constituting the fourth. This cavity splitting up into one big broad winged style *S* and two rudimentary *s* and *s'* is to be looked upon as the

flowertube. At its base it is rather narrow, then it widens but after that again becomes very narrow. This structure has been represented in fig. 13 A and B showing the two halves obtained by a vertical section of labellum and *x*. It shows at the same time in which places *x* and labellum spring from the tube. The latter is filled with honey to the brim (which is most probably produced by the innerwall) and is only accessible through a very narrow cleft. The question arises whether, apart from the *Marantaceae*, there exist other flowers of this construction, viz. flowers in which the flowertube is formed by the apical portions of the carpels. Systematists may be pre pared to answer this question.

The fact that the rich store of honey is almost shut off calls to mind a remark by SCHUMANN about the rarity of insects visiting Canna-flowers along the way that leads to pollinisation of the stigma and on the other hand the frequency of burglary at the base of the flower [1]. My own observations with regard to pollinisation in Canna are limited. In the botanical garden of Utrecht I noticed in the conservatory, which chiefly contained the numerous specimens of this genus, only a couple of bees, one wasp and two Syrphus-flies but remained in doubt whether or not they would find an opportunity in the very wide mouth of the flower to convey the pollen from the broad side of the style to the stigma or the stigmatic stripe (EICHLER's Narbenstreife). In our fig. 3 we see how all the pollen produced by the anther is being deposited on the wing or broad face ot the style which takes place before the opening of the flower. In ordinary flowers the style is to be considered double and consisting of the real threadlike style with a two-lobed stigma, as in figg. 16 (s') and 23 (st), and secondly of a wing fig. 23, w) of much thinner substance growing out from its left side. This wing bears a complementary stigma σ in the shape of a very thin and simple ridge. The difference between these two divisions may be best

1) FRITZ MÜLLER, however, observed humming birds visiting Canna in South-America (IV p. 230 footnote).

seen in a style consecutively immersed in absolute alcohol and turpentine. Now the pollen when deposited is always at a good distance from the stigma proper but as to the stigmatic line sometimes so close by that the slightest movement of an insect can cause pollinisation. This circumstance together with the presence of numerous ripening seeds and fruits led me to the supposition of selfpollinisation with or without the aid of insects. When in Java (Buitenzorg) I studied the said process in Canna Annaei during several weeks [1]) but failed, on account of the premature fall of the fruits, to reach a definite conclusion. My last notes, however, point to self fertilisation. Kränzlin (XII) in his well known monography has given a survey on this subject.

After this expatiation we will return to the rudimentary styles *s* and *s'* which as we know appear at the left side of our figures. Just behind *s'* we see a filament bearing the only anther of a Canna-flower. The fact that both are placed on the same radius together with the ala γ, attracts attention (fig. 4 and fig. 14). It points to the fact that the stamen belongs to the outer whorl of staminodes and consequently has from a genetic point of view nothing to do with *x* with which, however, it forms one whole. This conception is confirmed on studying transverse sections as represented in fig. 7, in which *m* indicates the stamen or more accurately its vascular bundle, and also when carefully removing the ala γ by the fact that the anther, whether sessile or stalked, firmly sticks to it and easily gives up its weaker connection with *x*. When doing this we see at the same time a stout vascular bundle in *x*, which may be looked upon as one of its principal ribs. Fig. 15 shows in which way the connection with γ in its higher portions becomes weaker and weaker to end finally in a separation (from γ) and a lasting cohesion with *x*. That the rudimentary style *s'* in front of the fertile stamen even after its release does not part company is a striking proof of the latter's antisepalous origin.

---

1) Probably a hybrid of *C. glauca* L. and *C. nepalensis* Wall. (XII, p. 25).

In connection with these observations we would quote a curious statement by SCHLEIDEN about the three carpids of Canna, viz, "that one grows out to the style, *one to a stamen*, one becomes rudimentary". And also what KÖRNICKE says to this "Whereas the foregoing investigators found room for 6 stamens, SCHLEIDEN does not even find room for one and is compelled to borrow it from the styles" (IV, p. 195).

When examining the figures of EICHLER relative to the development of the flower it is conspicuous (especially in his fig. 18) that the primordium from which the petaloid anther originates consists of *two* portions, of which the left develops to an anther, the right to x. But as these portions, according to him, have been formed through division of one primordium, he persistently sticks to his opinion that the anther should be a unity. Even does he in spite of himself indicate in his figure the development of α from p^3! His firm desire to derive both α and the other alae from the stamen-primordium by way of stipules makes him overlook the real state of affairs. Most striking is his fig. 20 in which α opposes p^3 and again his fig. 25 *b* in which β does *not* oppose *ap*! A greater countenance to the conception brought forward in these pages is hardly imaginable.

The latter is directly supported by the outcome of PAYER's research into the development of the flower of Canna which we find in his interesting and richly illustrated "Organogénie de la fleur" (11, p. 677). According to his observations both x and stamen are born as separate primordia of which the future stamen draws special attention from the very first on account of its much greater size. This proportion of an embryonic part enables us fully to understand its future production of both an anther and an ala as will be shown by and by.

I must now draw attention to fig. 22, showing a vertical section of sepal, ala γ, stamen and s' and drawn from a preparation obtained by means of a microtome. It distinctly shows that the vascular bundle rising from the ovary-wall after bifurcating gives off one branch to the sepal and the other to

the ala; the latter, again bifurcating, sends a branch to the stamen, from which clearly proves that ala γ and stamen belong to the same organ, thus both being portions of an antisepalous staminode. This important fact is already foreshadowed in the flowertube (fig. 6) which in the sepalous sections has three vascular bundles, whereas in the petalous ones there are only two on the same radius. Although in two of the sepalous sections the very tiny bundle does not induce a branching of the ala, it may be yet admitted that there is at least a slight indication of a filament. Only in the section in which γ is placed a real filament with anther comes to proper development.

After having gone through a series of mere facts and observations I feel it incumbent upon me to recall to mind that Lestiboudois (I, p. 113 et seq.), the clever French morphologist, who understood so well the flower of the *Zingiberaceae*, as early as in 1829 described labellum, stamen and x of Canna as "trois étamines intérieures, dont deux stériles et une anthéritère.... l'une, stérile, révolutée, libre, répond exactement à un sépale interne... les deux autres, l'une stérile et l'autre anthériférique, sont *presqu' entièrement soudées entr'elles....*"

That Lestiboudois allotted the fertile stamen to the *inner* whorl is but of little account, being led to his opinion by his looking upon the three alae, β, γ and also α as *outer* staminodes.

Also Dickie's "Note on the characters of the genus Canna" (IV) deserves honourable mention on account of both the accuracy of his observations and of his correct conclusions: 1° that the anther is two-celled, 2° that x is to be considered as a separate, petaloid stamen. He quotes in favour of this a statement by A. Richard (Dict. des sc. nat.) which says that the petaloid filament ought to be held as being formed by the "union of two stamens, one producing pollen, the other abortive, which is represented by the petaloid lamina, on one of the sides of which the anther is inserted."

An indirect confirmation of the genetic independence of the stamen is afforded by cases such as represented in fig. 16, in

which the stamen is altogether absent, whereas *s'* — exceptionally long — is present. If one admitted that the stamen is merely the left portion of *x*, then there would be no reason why it should let go *s'*, on the contrary it would on account of its petaloid expanding tie it faster. It is just when considering the stamen as an independent organ that the space between *x* and *s'* appears quite natural. Cases of the stamen wanting are by no means of rare occurrence in Canna, that on the contrary it may be quite free standing between *s'* and *x*, is seen in a specimen which I have carefully preserved. At the close of this paragraph may be added that according to PENZIG (IX, p. 375) in a flower of Calathea (allied to Canna) permanent adherence of the stamen to the antisepalous staminode has been observed.

Assuming the above to be the correct view, no further argument about the diagram of Canna appears necessary, as it completely tallies with that of the typical Monocotyledones and especially of the *Zingiberaceae*.

In connection with the frequently stated affinity between *Cannaceae* and *Zingiberaceae* it may be to the purpose to point out that in a normal Canna-flower there is only half a stamen fertile, all the rest being sterile, whereas in the *Zingiberaceae* one inner stamen being fertile, another as a vascular bundle is concealed in the synema (labellum) and the rest are reduced to sterility. A greater difference consists in the innerwall of the flowertube being formed by the *staminodes* in the *Zingiberaceae* and in the *Cannaceae* by the upper portions of the *carpels*.

We have next to review the coalescences of the parts of the flower, its torsions and other idiosyncrasies which augment the intricacies of Canna. In the first place I would direct attention to the transverse section of the ovary. This is, as might be expected, three-celled (fig. 17 A and B) [1]. In A, which has been

1) The obovoid vesicles which make the surface somewhat rough, are made up of thin-walled cells, containing much water. On the ripe fruit they have become weak thorns.

taken from the basis, nothing peculiar is to be observed, but in B which corresponds with the middle, the dissepiments are no longer radial but give the impression as though the axis had been turned about in the direction of the little arrows and dragged along the inner margins of the dissepiments. Moreover these dissepiments are often arched, viz. with the convexity in the direction of the arrows. From a number of observations I am inclined to gather that the turning of the axis takes place in the same direction as the succession of the sepals. The latter may be to the right or to the left, whether imbricate or in such a way that one covers at both sides, one covers and is covered, one is covered on both sides. This difference in aestivation characterises distinct flowers of the same specimens but not distinct specimens. Comparing the two flowers of one cicinnus in this respect it appears that in general they show *antidromy* (with exceptions however) apart from the fact that the first flower has an imbricate calyx and the second may show one sepal overlapped at both sides (or in inverse proportion). Schumann (VII) has dealt with this matter elaborately and supported his arguments with numeration, especially with a view to prove that Eichler was wrong in his statement that *homodromy* should characterise the flower of Canna. In how far this contest is well-founded will be apparent from what follows.

As to the corolla it is sure that in the first flower of a cicinnus the parts show a right spiral line but in the second flower are turned to the left (apart in both flowers from deviations in inverse direction). As to the calyx and the corolla of the same flower it can be stated that they turn their components in opposite directions, but again with exceptions.

The staminodes seem constantly to follow the same direction and in the bud to overlap each other as the breadths of a rolled-up umbrella, whether the flower be the first or the second of the cicinnus. This direction is from right to left, always supposing the observator in the axis. In keeping with this arrangement is the anther which always springs from the

left side of *x* [1]). To this extent Eichler might be in the right but as we have already seen not in respect to the calyx and the corolla.

How then explain an irregularity which after Eichler would be a unicum in the Vegetable Kingdom?

I venture to propose the following solution. Starting from the fact that the plan of the flower is completely regular and that in the flowertube (fig. 6) the vascular bundles indicate the presence of three styles and three exterior alae each with two bundles, we assume for simplicity's sake that in both flowers of a cicinnus the ala α is directed downwards (fig. 18). (The real direction in to be seen in fig. 1 B, VI, p. 172).

The flowers being antidromous, *s* and *s′* make reflected images, but *S* occupies the top in both figures. As *x* and labellum show little essential difference it seems admissible that in the second or left flower, *x* takes the labellum-shape and the labellum the *x*-shape. And further that the anther is in A a product of γ but in B of δ, and finally that the wing of *S* in both flowers grows in the direction of the staminode which it links to the fertile stamen.

In order to explain this hypothesis and make it admissible I would recall the remarkable fact described by Fritz Müller about the synema (labellum) in a species of Alpinia (VIII). From his observation (which Dr. Smith and myself were able to confirm [2])) it appears that whenever the synema (labellum) takes the superior or the inferior place in the flower it assumes in former case the shape of a labellum but in the latter it breaks up in its components: two antipetalous staminodes + one antisepalous.

Why should we not in the case of *x* and labellum of Canna suppose the same interchange?

---

1) In Fig. 5, p. 31 (XII) the anther seems to be on the right. This could be explained by supposing either *s′* to have developed to a fertile style instead of *S*, or *x* and anther having exchanged fertility and sterility.

2) Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2e Série, IX, p. 101.

Let us now look at the cases of coalescence. Cutting a series of transverse sections from the top to the base of a well swollen flowerbud it will be observed that the main style S is connected with the ala β, s' with γ and s with δ (i. e. in the first flower). Consequently the outer alae are all in connection with the opposing styles.

About x we have already mentioned its linking S to the only fertile stamen and as it is longitudinally folded in the bud it presses the anther against the wing of the style. When the flower opens the staminode x unfolds and so draws the anther back from the style on which, however, it leaves all the pollen, in the shape of an oval spot (fig. 3). This remarkable contrivance, reflected also in the course of the vascular bundles (fig. 6) is from an ontogenetical point of view indubitably connected with the falling off of both the stamens and two styles. The broadening of the remaining style by means of a wing, its coalescence with x which itself caught hold of the stamen, assure fertilisation which otherwise would be greatly endangered. If the term were not so heavy, I should be inclined to propose for x the characterising name: "augur nuptiarum" which at any rate would be more apposite than "parapetalum" which name according to Kränzlin (XII, p. 17) was given to by one of the first describers of Canna, Count Centurius von Hoffmannsegg. For the sake of brevity, however, we continue indicating it by x.

In which way α, x and labellum are connected through the carpellary tube and more especially with the styles has already been pointed out above. In fact, the whole tube consists of 1° the basal parts of the styles and their expansions, 2° the three inner staminodes, 3° the basal portions of the (outer) alae, 4° the basal portions of the petals. Only the sepals are completely free and spring as a loose envelope from the top of the ovary.

The symmetry of the Canna-flower. In his paper already quoted Schumann (VII) points to the overlapping at both sides of a sepal or petal as being the first symptom of bilateral

symmetry. The said phenomenon is to be seem in Canna in both whorls of the perianth. The consequence is that the enclosed part is less developed as compared with the flanking ones. If, moreover, the enclosed parts of the subsequent whorls are on the same side of the flower, this must necessarily entail symmetrical structure of the whole. When again drawing attention to figures 7—12 it must strike us that on the left side, where p^3 and α (= enclosed petal and inner ala) spring, the flower is poorly developed: the basal portion of α being much inferior to labellum and x, p^3 narrower than p^1 and p^3, the distance between the rudimentary styles s and s' very small and one of the outer alae liable to suppression. In contrast with it we find on the right side a well grown ala β which in the „alatae" is never wanting, a broad winged style flanked by two inner staminodes of considerable range. Although the symmetry be not absolutely complete owing to the stamen which has developed on one side only, it is so striking that everybody will place the dividing plane between S and the middle of s s' (fig. 18).

It is the alae which disturb the symmetry in the periphery of the flower. Whilst the brickred Canna, the starting-point of the present examination, is as a rule in possession of three outer alae, one of these may every now and then remain undeveloped or at least reduced to a small appendage of α. But in other species it is altogether absent and so may be γ and β. Also α may be suppressed. Systematists have founded on these differences their division in *trialatae*, *bialatae* together making up the subgenus *Eucanna*, and the subgenus *Distemon* [1]), which lacks not only β and γ, but even α and possesses merely x and labellum. Notwithstanding the structure of Distemon is the simplest we cannot but admit that it has gone through the longest series of development since the period in which the prae-Canna showed an insect-attracting perianth, six ordinary

1) Distemon seems, at least in temperate regions, altogether to have disappeared from cultivation.

stamens and three threadlike unwinged styles. Monstrosities examined by Dr. SMITH and myself show that in fact some of the petals are really petaloid instead of resembling and imitating sepals (XI, p. 64).

Has the flower of Canna now attained its highest possible stage of reduction? Is it probable that the flower, which in Distemon only shows a labellum, stamen *x* and a winged style, is going to face further reduction in the same or in some other direction? We find some indication in the so called "third" flower which we made mention of in 1914 (XIII, p. 127). This third flower of the cicinnus, which is commonly rudimentary or altogether absent, turned up in Dr. SMITH's private garden at Buitenzorg in quite a sufficient number to permit of a close examination. The majority of the specimens were, apart from the normally constructed perianth, as represented in fig. 19 *a* and *b* (taken from XIII). There are in *b* two pairs of staminodes, placed decussate, of which the outer correspond with the alae α and β and the inner with *x* and labellum. In *a* a similar flower is represented with the omission of α [1]). Both flowers compared show that the notch generally significative of the labellum is as such not fully reliable as it may also be in possession of an outer staminode. I had noticed this before and saw it again a few weeks ago in the garden of Utrecht where a flower expanded ala β with a notched top (and a lateral anther). The only thing on which to rely in identifying the parts of the flower is the place which they occupy.

Of the sixteen specimens of the third flower as many as fourteen showed no trace of the fertile stamen, *x* being completely regular and *not to be distinguished from the labellum.* Ala γ was wholly absent. Only in the two other flowers it was present, together with a rudiment of the stamen. There is yet another fact worth mentioning in this "third" flower, viz., the shape of the style. In one case only did this exhibit a complete wing, in one case one of half the ordinary width

1) In the list of figures of XIII erroneously indicated as *labellum.*

but in all other cases it was fully absent and the style threadlike. On close examination it represented *S* in as many as 14 flowers, but in two of them *S* was rudimentary and *s* grown out. A curious fact was that in one flower *s'* was of full growth but united with an *S* which is also threadlike. In consequence of unequal growth they had turned round one another in a spiral, just like a Convolvulus and a thin thread. This was the only case in which two styles came to development in the same flower, in the other ones they took the shape of lacinia as represented in the figures 19 *a* and *b*. By means of their peculiar development they constitute a kind of *coronula* round the style (fig. 20) which is connected to it but only near the bottom. The petaloid character which the (original) petals gave up and which was transmitted to the stamens and the wing of the style reaches in our "third" flower even the upper portion of the carpels.

The hypothesis of the stipules (Stipulargebilde).

As is generally known the hypothesis of stipular branching has been devised by the famous author of the "Blüthendiagramme". According to his opinion he proclaims the alae as produced through the fission of one primordium that in Distemon only bifurcates to *x* and anther but in Canna proper moreover yields one or more alae. Adhering to this hypothesis many years ago I meant to advocate it by calling attention to some appendages on the *inner*side of both labellum and *x* (X). Both the hypothesis and its support now appear to be worthless, Eichler's opinion because the alae β, γ and δ take the very place from which they must spring in relation to the sepals and styles, their intermediate spaces being occupied by α, labellum and *x*. There is no question of fission, at best of notches at the tops and incisions of the margins. And as to the support, one has only to cut up a flower vertically in two symmetrical halves and once more to look at the appendages on the innerside of *x* and labellum, but now fully aware

of these "appendages" being in fact the more or less corollinic tops of the carpels. In view of this the stipule-hypothesis must be abandoned, for the variable number of alae is no longer of any use, neither is fission, which has only been properly observed in doubling *petals* (XI, p. 64) nor the limited number of primordia. As to this point it seems doubtful whether EICHLER's observations have been sufficiently minute, when considering PAYER's observation upon the origin of x confronted with that of EICHLER.

EICHLER's conception of the style originating from only one carpel has been unjustly attacked by SCHUMANN. Both SCHUMANN and PAYER found three protuberances springing from the top of the ovary and coalescing to a "chimney". This is the style, they say. No, it is the honey-containing flowertube on the outerwall to which the labellum and x are to be attached and also the inner ala a. It is actually the flowertube terminating in three tips, one of which lengthens to a (winged) style whereas the other two stiffen to rudiments.

As to the pretended homodromy enough has already been said, only it may here be added that EICHLER, who also recognised the *Marantaceae* as the nearest relatives of Canna, would be still more convinced of this affinity, had he been able to explain the apparent but not real deviation from antidromy. I have as yet not had an opportunity to study the flowers of the said *Marantaceae* but believe, from some points indicated by EICHLER and other authors, that much of what is said on Canna will prove applicable to them also.

FORMULA AND DIAGRAM.

After the above descriptions and considerations it hardly need be demonstrated that the formula of the "quadri-alatae" completely corresponds with that of *Amaryllidaceae* and other typical *Monocotyledons*. There is no part wanting nor supernumerary, only one, viz. γ (or in the second flower δ?) doubled to ala proper and stamen.

With the diagram it is somewhat different. Taking fig. 18

as its base we need only add three petals, three sepals and so many alae as the special case requires. This symmetry is easily to be recognised in the inferior portions of the flower — ovary and tube — and only the expanding parts, owing to unequal development, show some deviation which has already been pointed out on p. 177 and in absolute contradiction of the statement of Braun (III), "die Blüte ist in keiner Richtung symmetrisch teilbar" and the characterisation by Kränzlin (XII, p. 1): "Flores omnino asymmetrici".

Symmetry attains the highest point in Dr. Smith's "third" flower, because in this case the difference between labellum and *x* is wholly absent and *α* and *β*, being the only alae, scarcely show any difference.

Explanation of deviations observed in the staminodes.

In perusing again my descriptions of teratological cases in Canna collected by Dr. Smith (XI, p. 65) some of them appear now in a new light and are fully understood. We wish to record them briefly.

1° *A specimen of Antoine Borton has two labella* means that the stamen is wanting and *x* has taken the shape of the labellum.

2° *In a "Prof. David" the labellum is found replaced by a stamen* consequently a reversion of a staminode to the original function.

3° *We have on several occasions observed three alae in those varieties which have as a rule only two: α, β and γ.* Diminution is also mentioned.

4° *Mme Crozy: two normal stamens. No labellum* indicates: labellum replaced by a stamen, *x* also, the stamen proper absent.

5° *Canna hybrida, stamen altogether petaloid* means: stamen wanting.

6° *Canna hybrida, stamen with two petaloid appendages at the base* means that the stamen proper is absent and the appendages are portions of the carpellar tube.

7° *Same variety. Stamen completely filiform but with only one anthercell so that the petaloid half is wanting* means either the absence of x or suppression of the stamen proper and x replaced by a stamen.

8° *Two styles grown together at the base, both of them three-winged* seems to indicate that a style may produce more than one wing. The case probably refers to doubling of the main style as in fig. 21 which I drew from a specimen collected in the autumn of 1915.

Mention has also been made in the same place of a few observations with regard to irregularities in the arrangement of the sepals and the petals.

Hilversum (Holland), December 1915.

LIST OF THE FIGURES.

1. Diagrams after EICHLER, A and B.
2. Brickred Canna. $s \ldots s$: insertion of the sepals, p^1, p^2, p^3: basal portions of the petals, α, γ and δ the same of three alae, *lab.*: labellum, x: the partly petaloid stamen, β: one of the outer alae, *st*: stigma with the upper portion of the style.
3. The same after removal of β viewed from the labellum which has been carefully cut away.
4. The same. Front wall of the flowertube turned over to the left, s and s': rudimentary styles, m: anther-bearing filament, S: functioning style.
5. Flowertube transversely cut just above the ovary, S: style $(\frac{6}{1})$.
6. The same, somewhat higher up, $p \ldots p$: petals, α, β, γ and δ indicate their respective vascular bundles. S: style, s and s': indications of their vascular bundles $(\frac{13}{1})$.
7. The same. The petals p^1 and p^2 detach themselves from the tube, γ and δ are being differentiated, also labellum.
8. Petals p^1 and p^2 altogether away, having left the tube, further stage of development of β, the tube narrowed in the direction x—labellum.

9 and 10. The hindwall shrinking, alae detaching themselves.

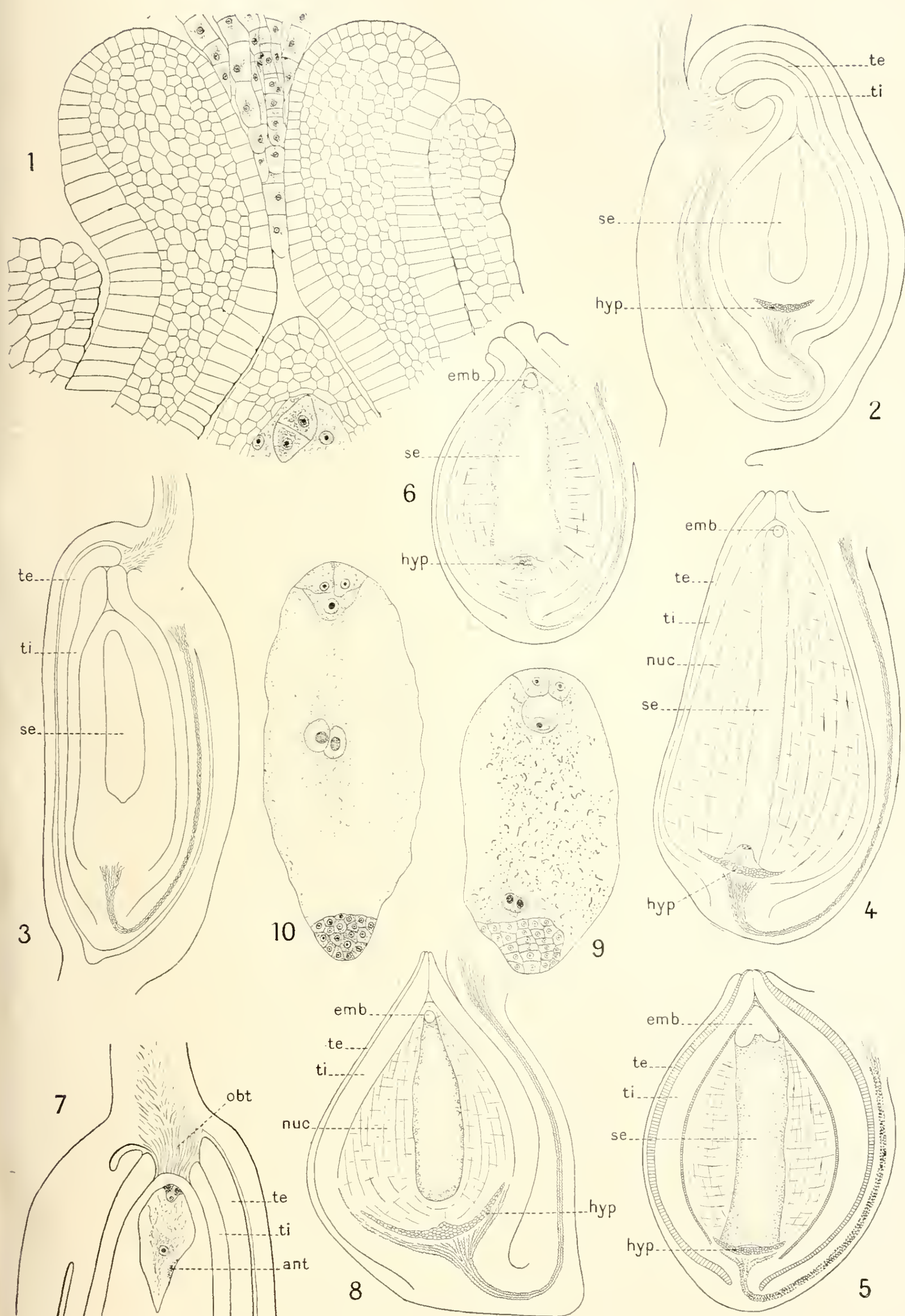
11. The basal portion of α differentiating from the tube.
12. The front wall of the tube disappearing.
13. Vertical section of the tube in two equal halves to show its widening in the middle and its strong narrowing at the upper end.
14. Strong development of the rudimentary style s' connected with S by means of the membrane constituting the hindwall of the flowertube. The filament strongly contrasting with x on the same radius as s'.

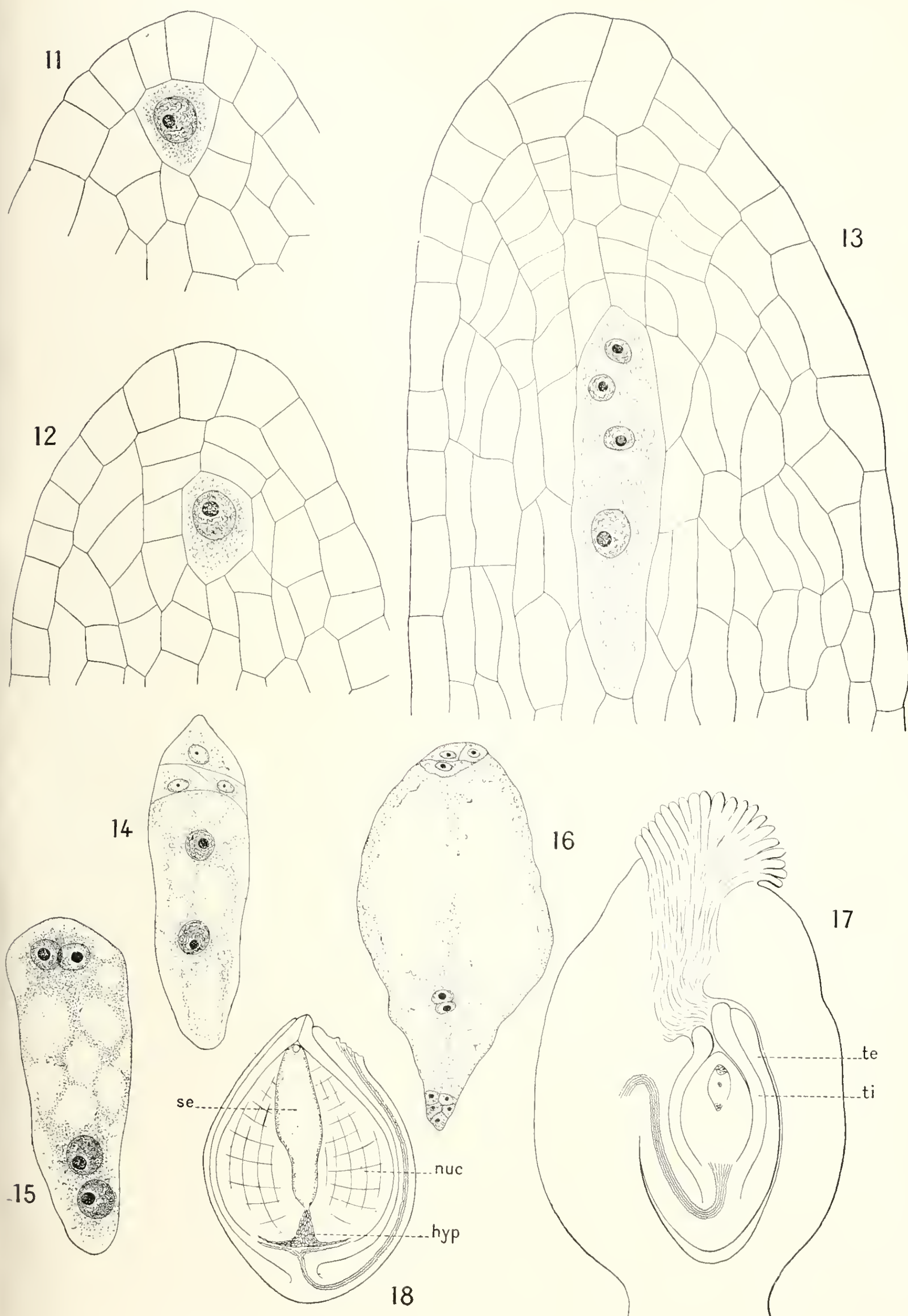
15. x taking possession of the filament produced by γ.
16. Stamen wanting, extraordinary length of s'.
17. Transverse section of the ovary, A: at the base, B: at the middle.
18. Diagrams of both flowers of a cicinnus. *A* 1st (right) *B* 2d (left flower). It is supposed that the outer alae, the styles and the inner staminodes are antidromous. In order to explain the pseudo-homodromy one must admit that in the left flower labellum and x exchange qualities. The stamen develops in both flowers on the left respectively opposed to γ and δ.
19. The "third" flower of a cicinnus, *b* entire, *a* with omission of α.
20. The same, tube formed by the styles grown out to a coronula.
21. Tube of a red Canna opened, style bifurcating, s' rudimentary style behind which the filament *f*.
22. Vertical section through sepal, γ and s'; between γ and s' the filament is shown.
23. Style with stigma Σ and its wing w with complementary stigma σ.

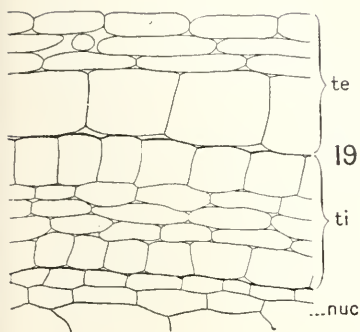
BOOKS AND PAMPHLETS CONSULTED.

I. Annales des sciences naturelles, T. XXVII (1829).
II. Organogénie de la fleur par Payer (1857).
III. Berichte über die Naturforscher-Versammlung zu Königsberg (1860).
IV. Journal of the Linnean Society X (1869).
V. Botanische Zeitung (1873).
VI. A. W. Eichler, Blüthendiagramme I (1875).
VII. Berichte der D. Bot. Gesellschaft (1884).
VIII. » » » » (1888).
IX. Penzig, Pflanzenteratologie II (1894).
X. Nederl. Kruidk. Archief, 3e Serie II Deel (1902).
XI. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, 2e Série IV (1904).
XII. Das Pflanzenreich, 56 Heft IV. 47. Cannaceae von Fr. Kränzlin (1912).
XIII. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, 2e Série XIII (1914).
XIV. » » » » » » „ » XIV (1915).

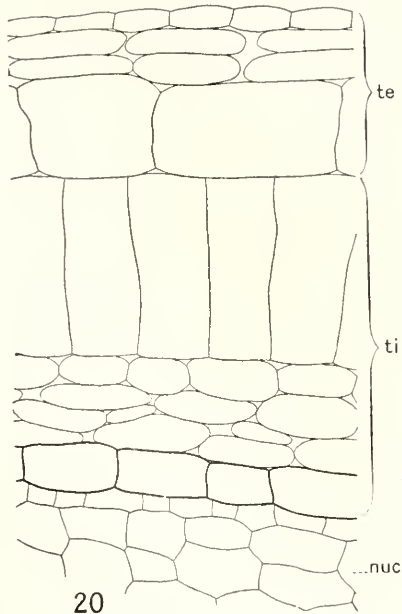
1805


1
2
te
ti
se
hyp
emb
se
6
hyp
3
te
ti
se
10
9
emb
te
ti
nuc
se
hyp
4
7
obt
te
ti
ant
emb
te
ti
nuc
hyp
8
emb
te
ti
se
hyp
5

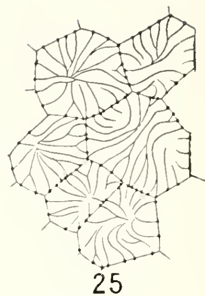

11
12
13
14
15
16
17
te
ti
se
nuc
hyp
18



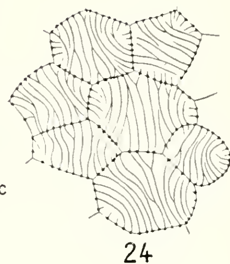
19



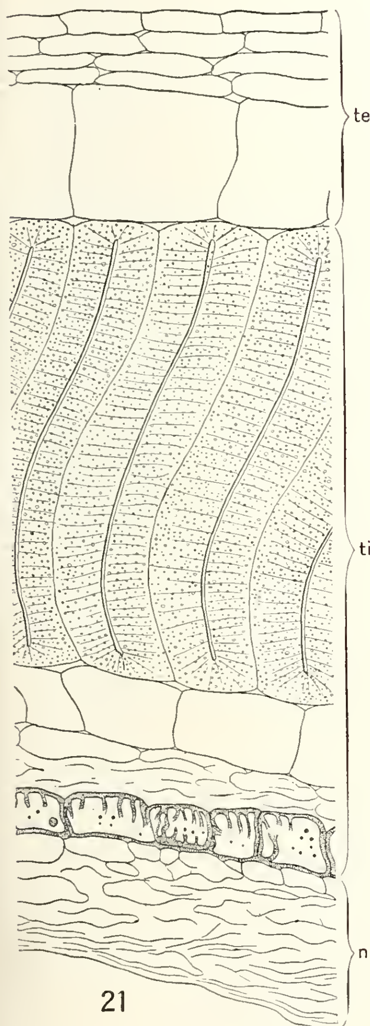
20



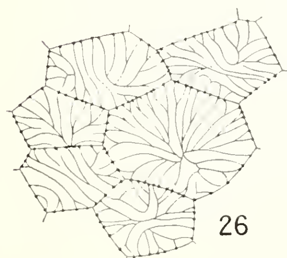
25



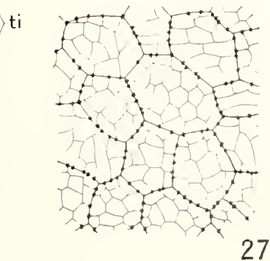
24



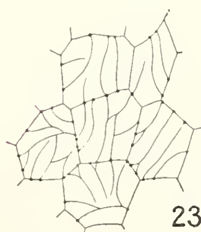
21



26

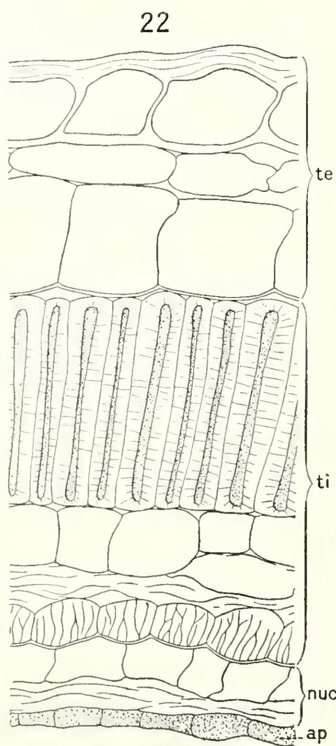


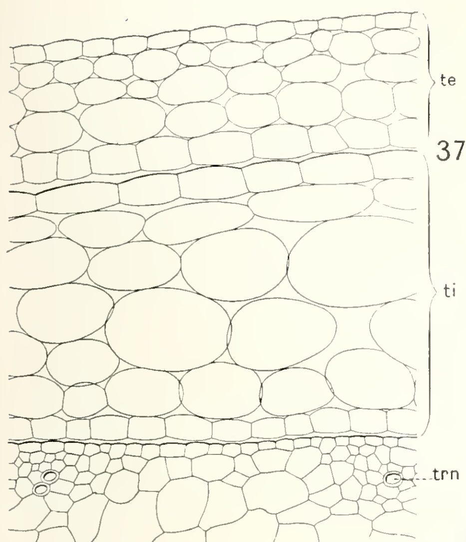
27

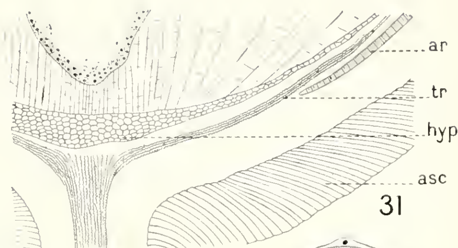


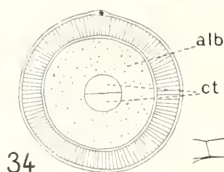
23

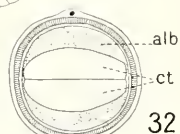
22

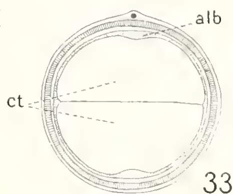


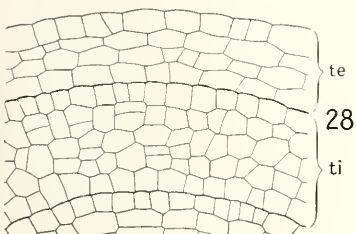

te
37
ti
trn

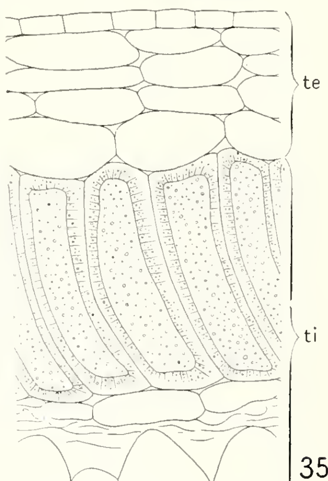

ar
tr
hyp
asc
31

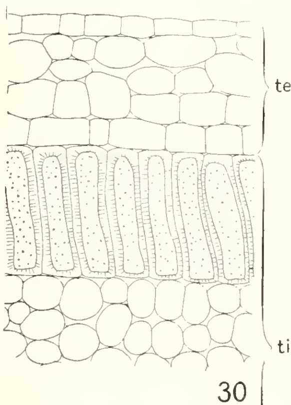

alb
ct
34

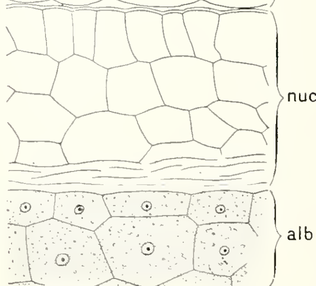

alb
ct
32

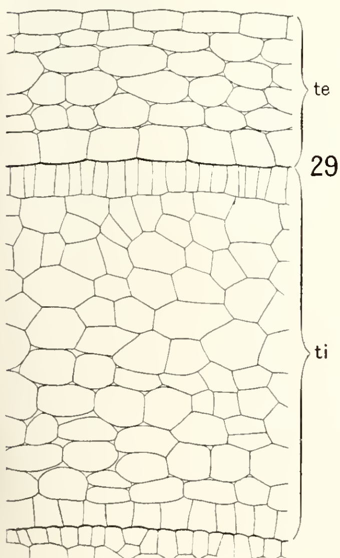

alb
ct
33

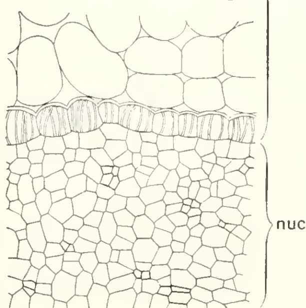

te
28
ti

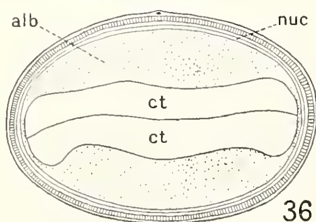

te
ti
35

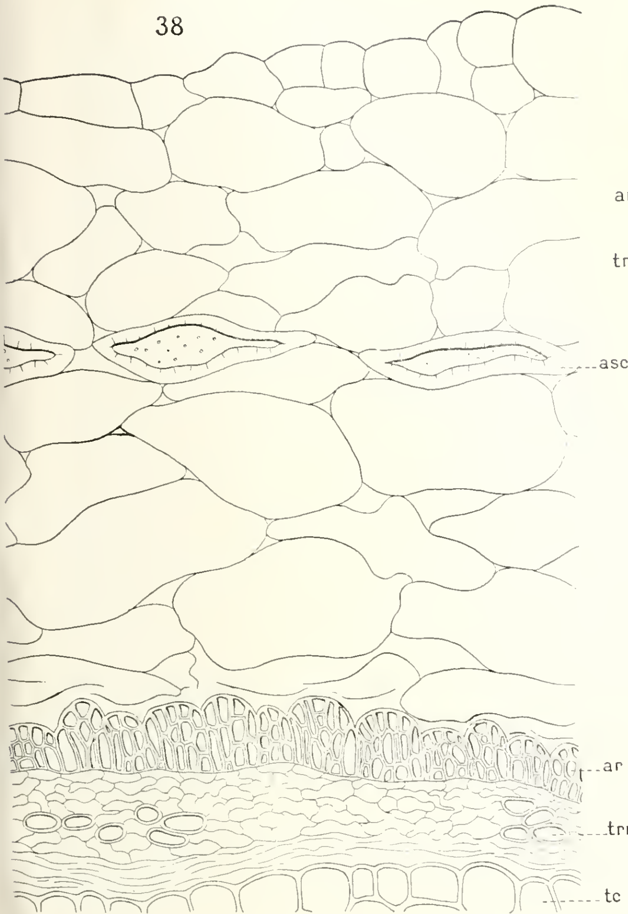

te
ti
30

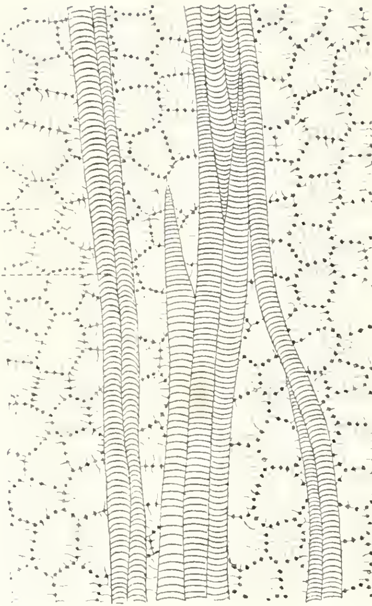

nuc
alb

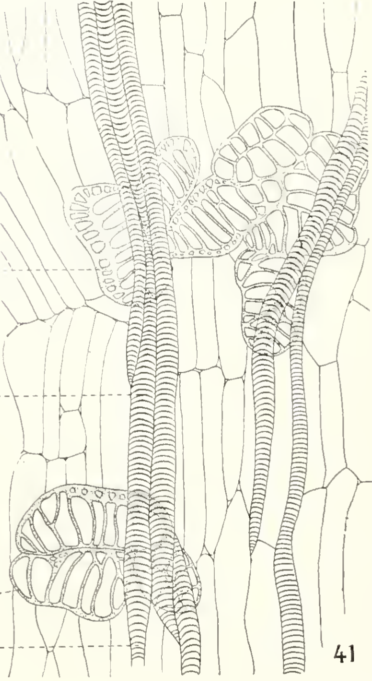

te
29
ti

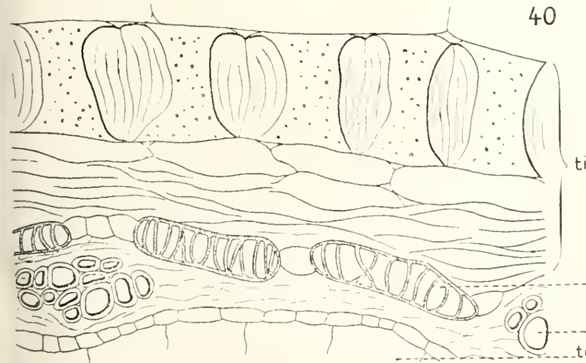

nuc

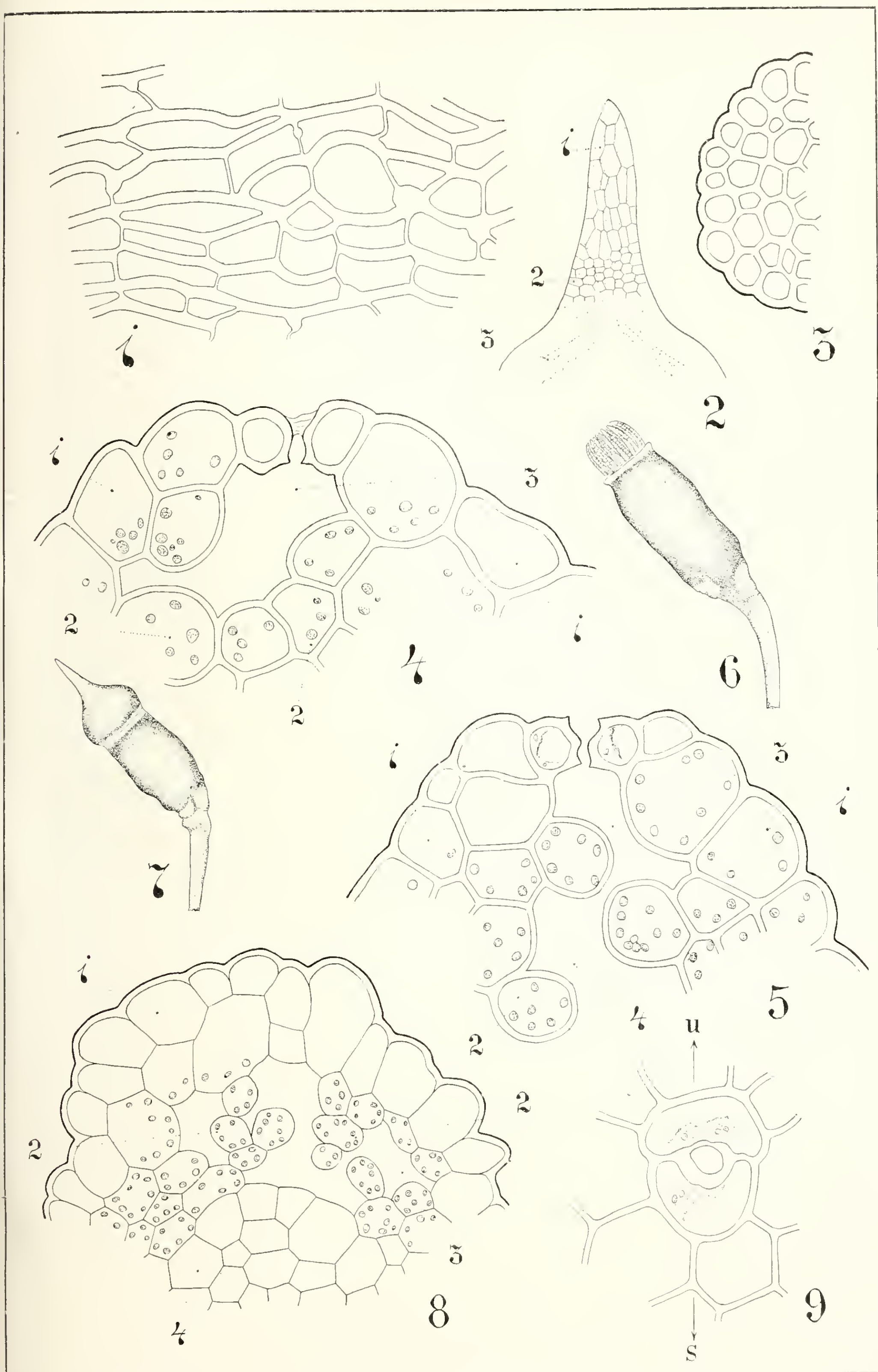

alb
nuc
ct
ct
36

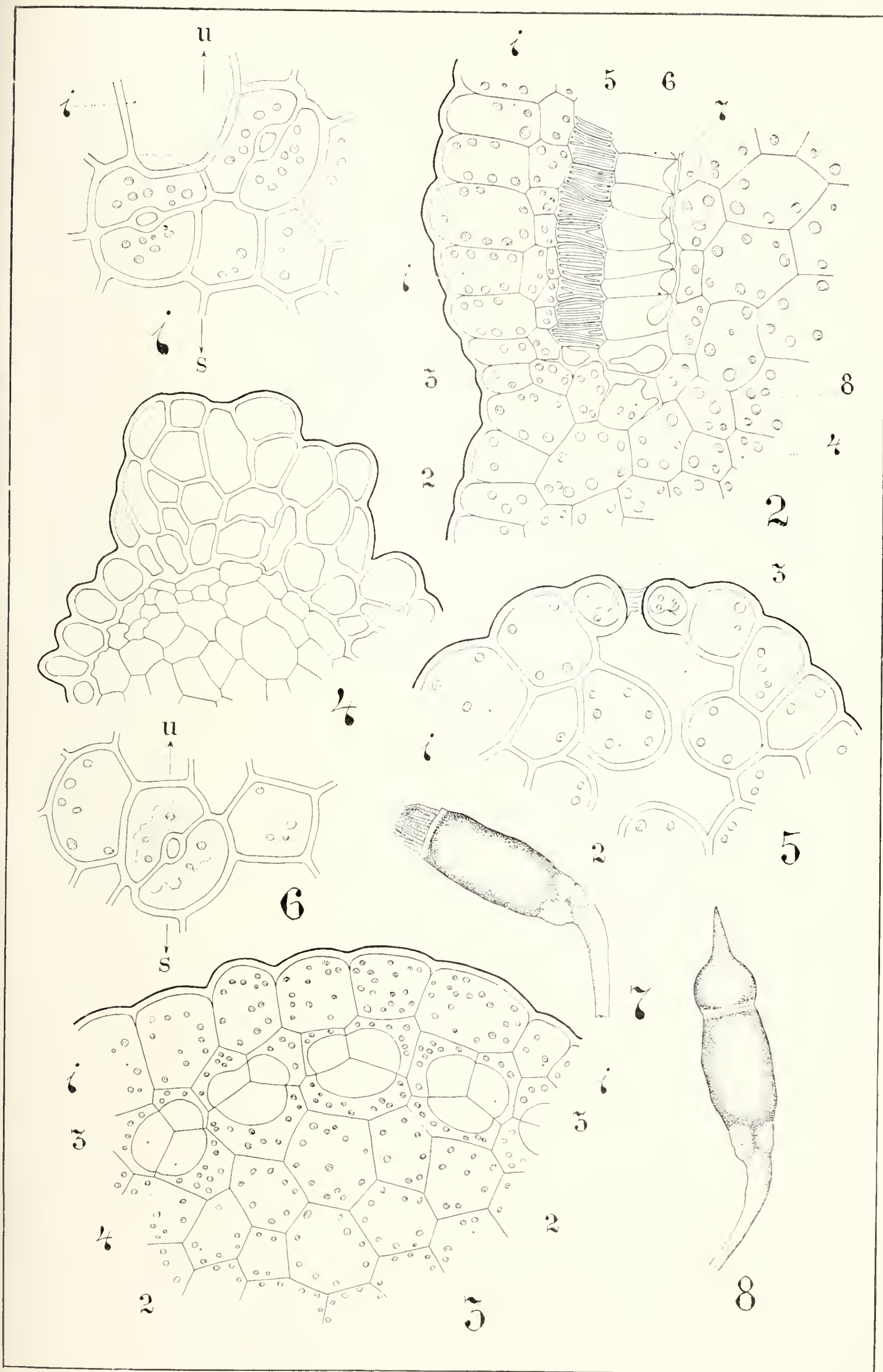

38
asc
ar
trn
tc

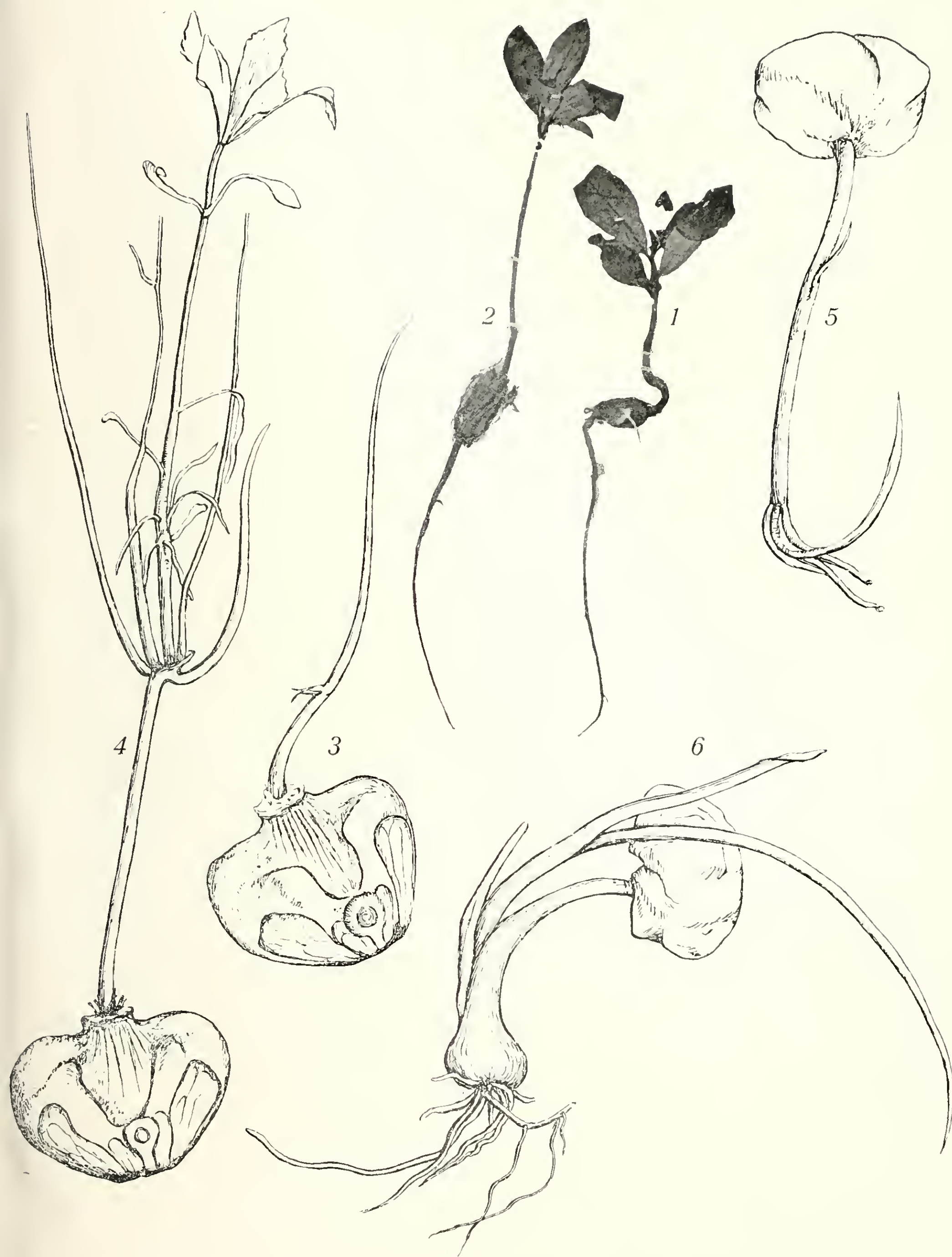

ar
trn
39


ar
trn
trn
41


40
ti
ar
trn
tc


1
2
3
4
5
6
7
8
9
u
s

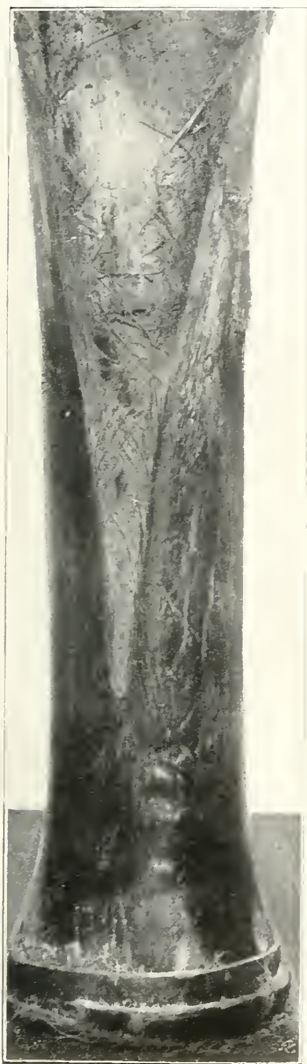

1
u
i
s
2
i
5
6
7
i
3
2
8
4
3
4
i
2
5
u
6
s
7
8
i
3
4
2
i
3
2
5

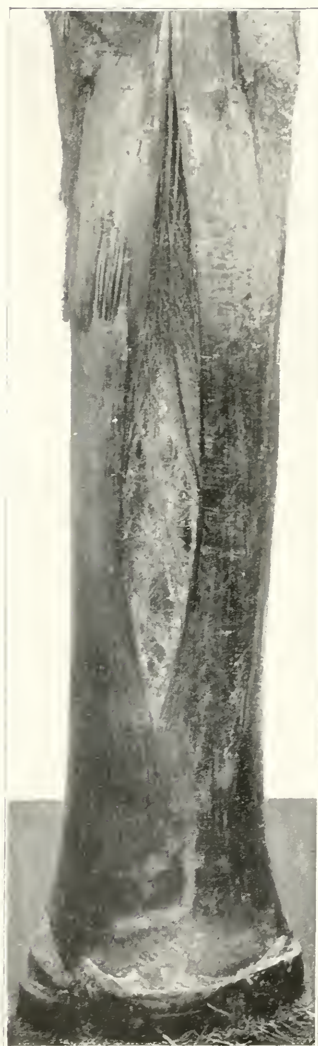


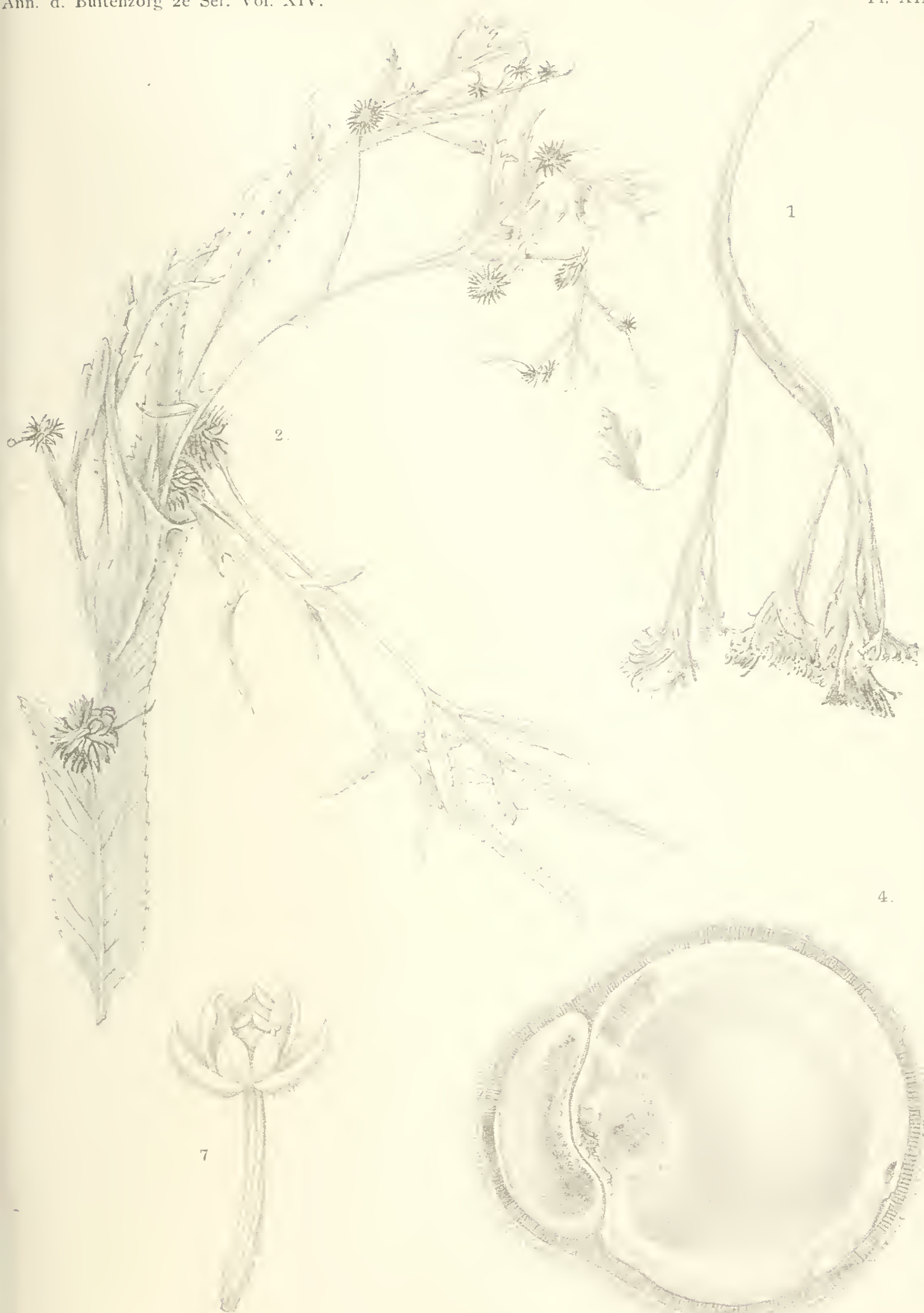
1—2 Barringtonia; 3—4 Trapa; 5—6 Crinum.











R. Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



8.



9.

10.



3.

H. J. Jeswiet-Hagedoorn et Natadipoera del.

Fa. P. W. M. Trap impr.



J. W. Huysmans & M. Lang, phot.

Fig. 5.



J. W. Huysmans & M. Lang, phot.

Fig. 6.



H. J. Jeswiet-Hagedoorn, J. J. Smith et Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.



J. C. C. del. Fa. P. W. M. Trap impr.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

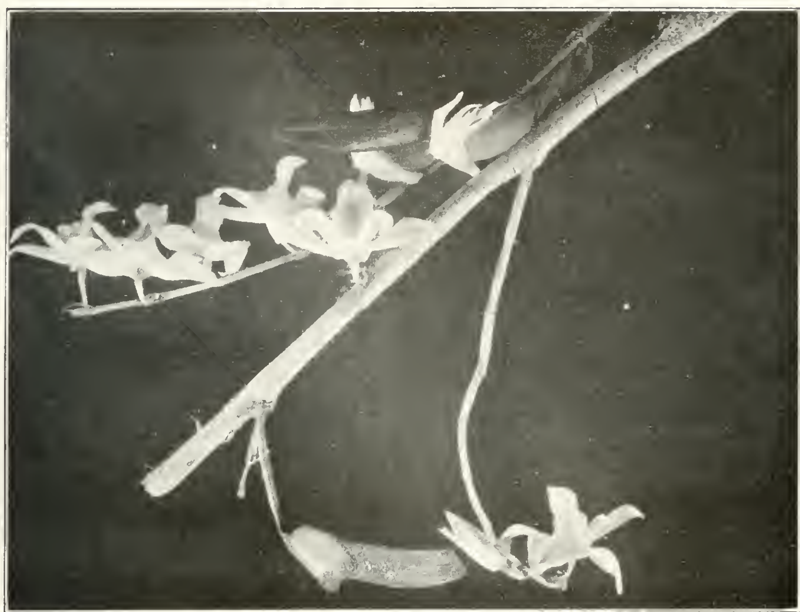
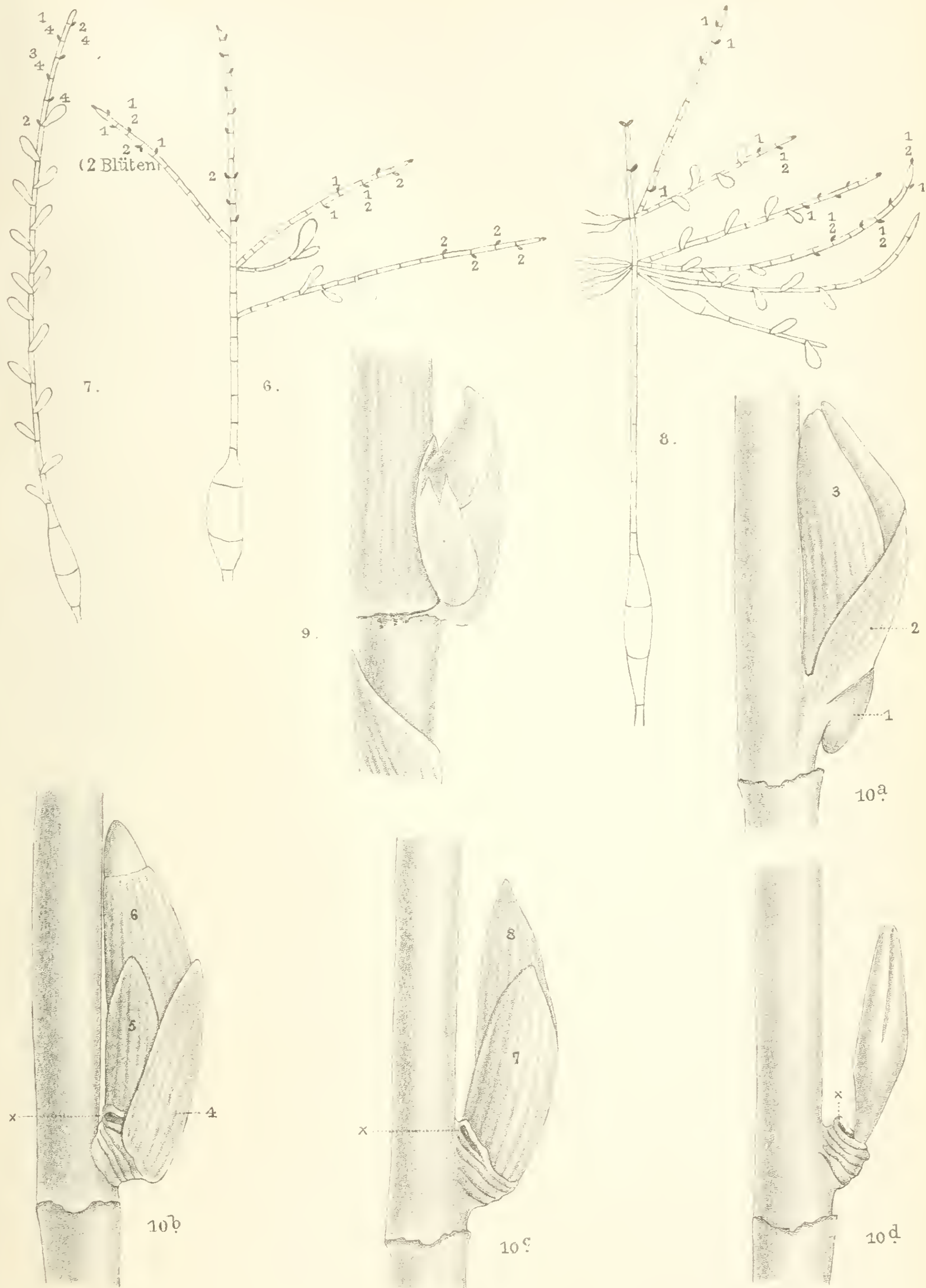


Fig. 3.



Fig. 4.



F. Went. del.

Fa. P. W. M. Trap impr.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

G. Bremer del.

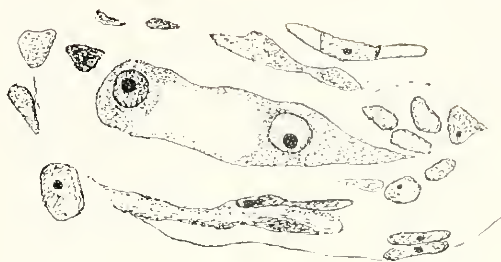


Fig. 4.

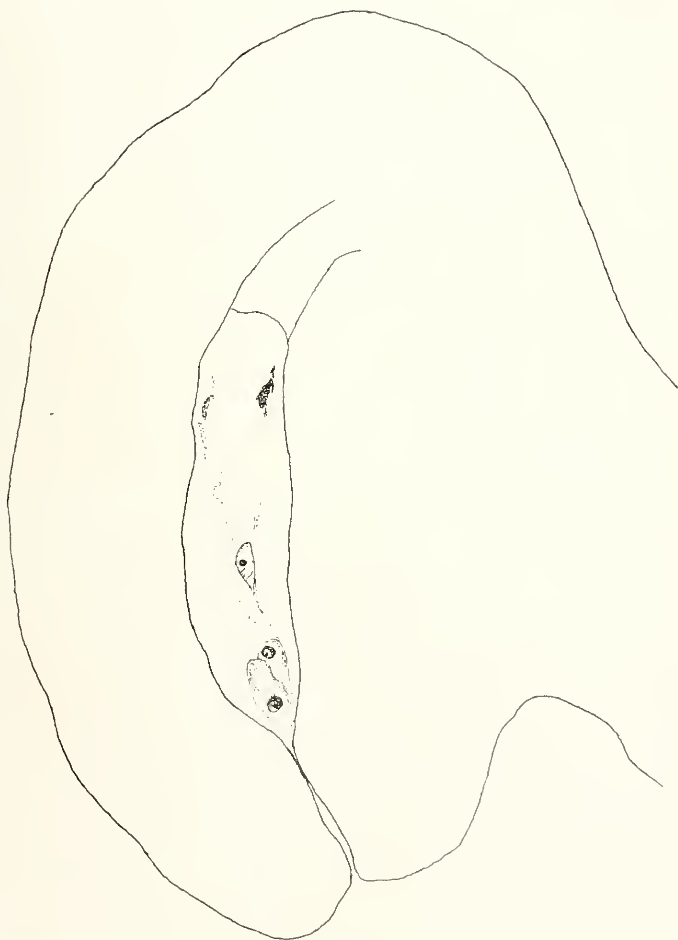
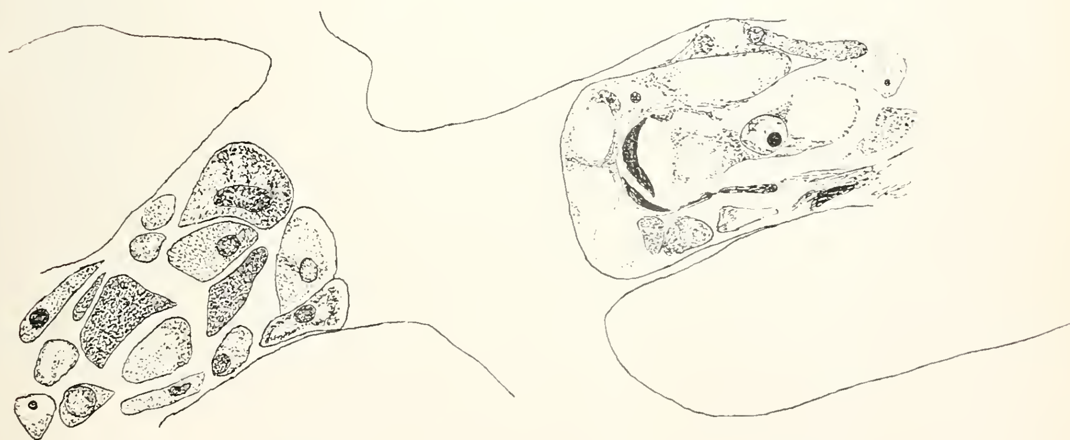


Fig. 5.

G. Bremer del.

Fig. 6.



G. Bremer del.

Fig. 7.

Fig. 8.



Fig. 9.

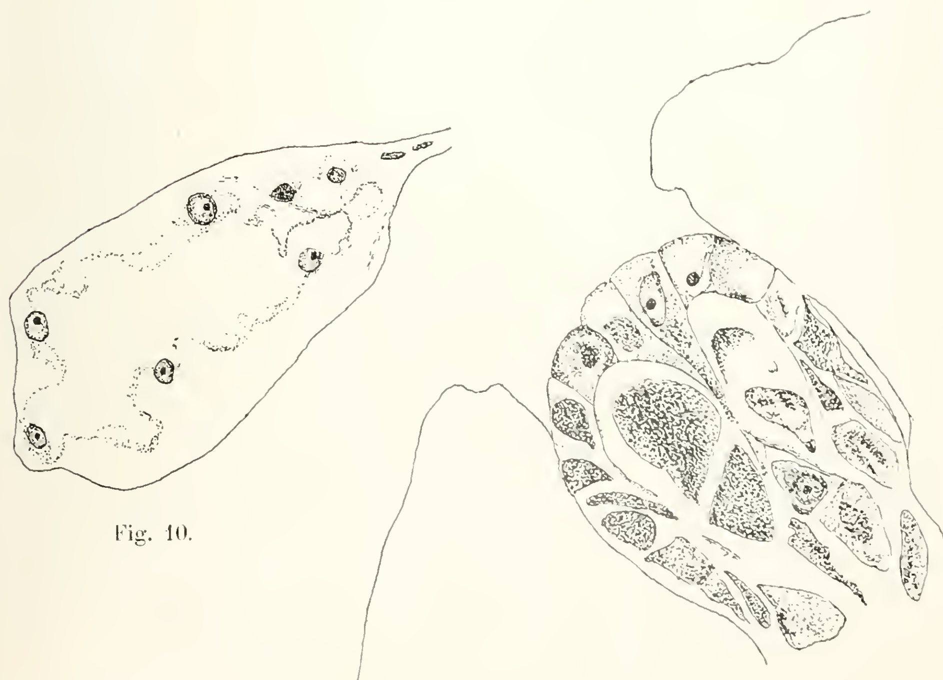
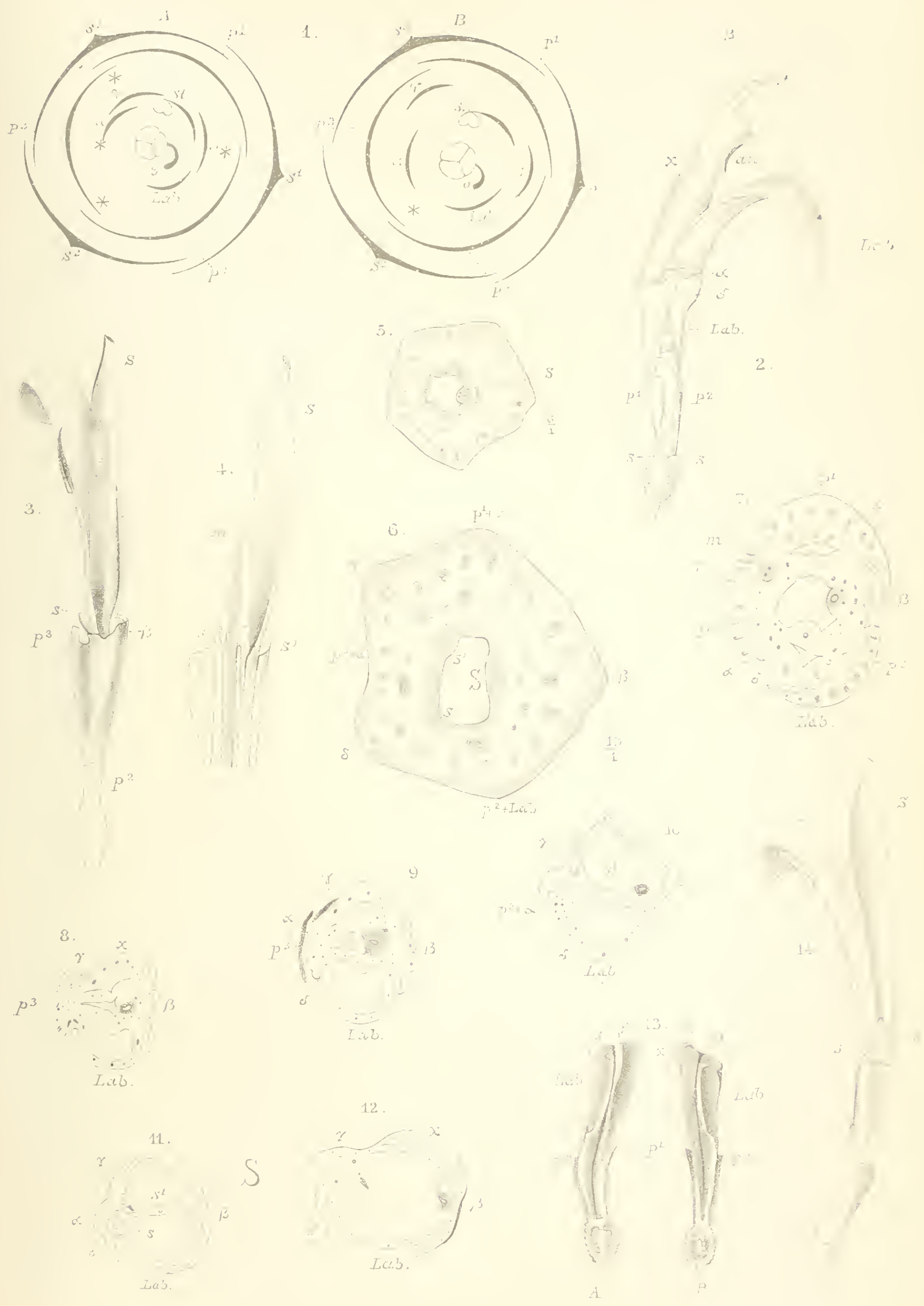


Fig. 10.

Fig. 11.

G. Bremer del.



J. C. C. del. Fa. P. W. M. Trap impr.



J. C. C. et Natadipoera del. Fa. P. W. M. Trap impr.